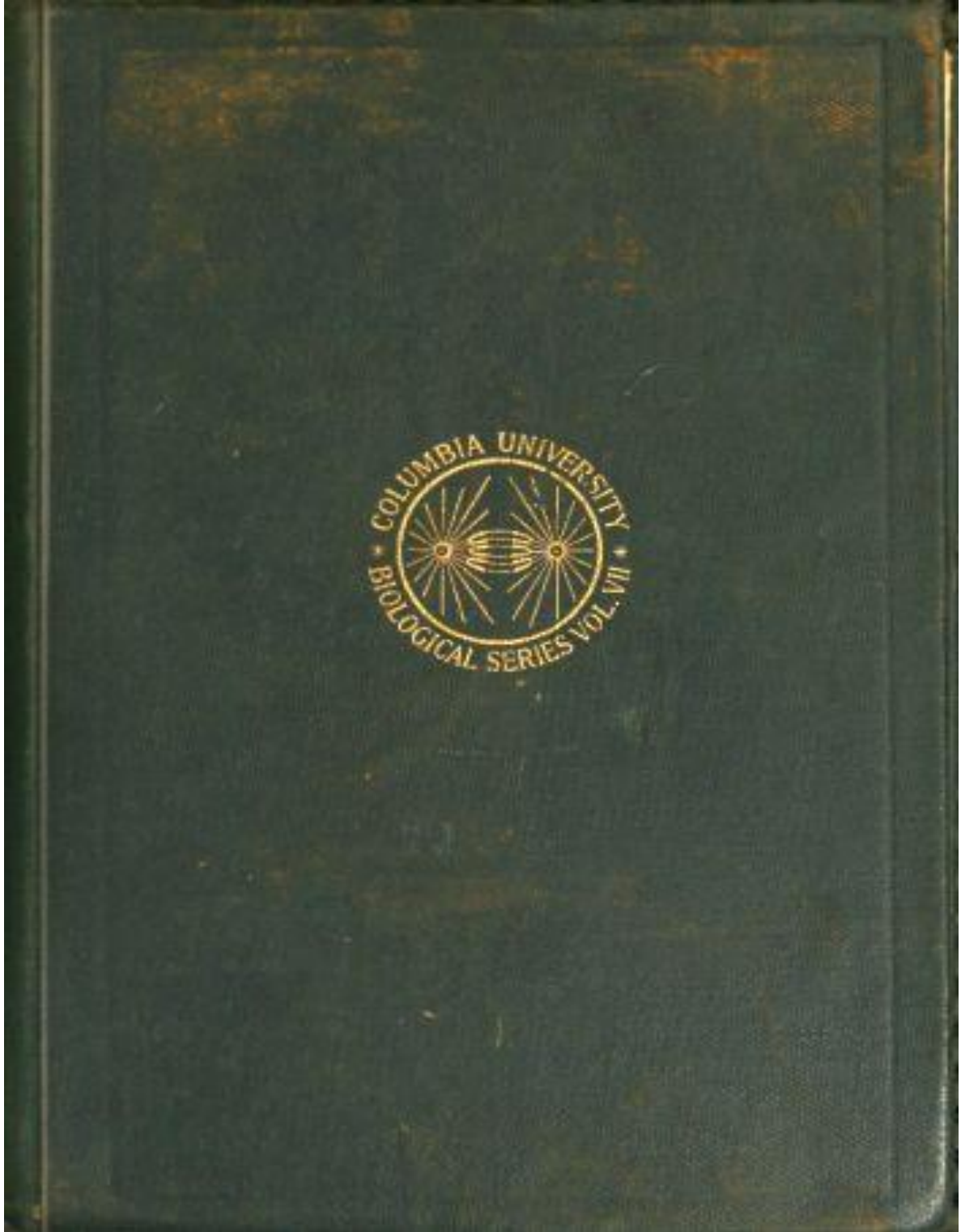


Регенерация

Томас Хант Морган



Содержание

РЕГЕНЕРАЦИЯ

ПРЕДИСЛОВИЕ

СОДЕРЖАНИЕ

РЕГЕНЕРАЦИЯ

ГЛАВА I ОБЩЕЕ ВВЕДЕНИЕ

НЕКОТОРЫЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ПРИМЕРЫ РЕГЕНЕРАЦИИ

БОКОВАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ

РЕГЕНЕРАЦИЯ КОНЕЧНЫХ ЧАСТЕЙ ТЕЛА

РЕГЕНЕРАЦИЯ ПУТЕМ ТРАНСФОРМАЦИИ ВСЕГО УЧАСТКА

РЕГЕНЕРАЦИЯ У РАСТЕНИЙ

РЕГЕНЕРАЦИЯ У ЭМБРИОНОВ И ЯИЦ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТЕРМИНОВ

ГЛАВА II ВНЕШНИЕ ФАКТОРЫ РЕГЕНЕРАЦИИ У ЖИВОТНЫХ

ТЕМПЕРАТУРА

ВЛИЯНИЕ ПИЩИ НА РЕГЕНЕРАЦИЮ

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА РЕГЕНЕРАЦИЮ

ГРАВИТАЦИЯ

ВЛИЯНИЕ КОНТАКТА

ВЛИЯНИЕ ХИМИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ

ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ

ГЛАВА III ВНУТРЕННИЕ ФАКТОРЫ РЕГЕНЕРАЦИИ У ЖИВОТНЫХ

ПОЛЯРНОСТЬ И ГЕТЕРОМОРФОЗ

ЛАТЕРАЛЬНАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ

РЕГЕНЕРАЦИЯ С НАКЛОННОЙ ПОВЕРХНОСТИ

ВЛИЯНИЕ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ НА РЕЗНОЙ ПОВЕРХНОСТИ НА НОВУЮ СТРУКТУРУ

ВЛИЯНИЕ КОЛИЧЕСТВА НОВОГО МАТЕРИАЛА

ВЛИЯНИЕ СТАРЫХ ЧАСТЕЙ НА НОВЫЕ

ВЛИЯНИЕ ЯДРА НА РЕГЕНЕРАЦИЮ

ЗАКРЫТИЕ РЕЗНЫХ КРАЕВ

ГЛАВА IV РЕГЕНЕРАЦИЯ У РАСТЕНИЙ

ГЛАВА V РЕГЕНЕРАЦИЯ И ПОДВЕРЖЕННОСТЬ ТРАВМАМ

ГЛАВА VI РЕГЕНЕРАЦИЯ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ. ГИПЕРТРОФИЯ. АТРОФИЯ

ГИПЕРТРОФИЯ

АТРОФИЯ

НЕЗАВЕРШЕННАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ

ГЛАВА VII ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ РЕГЕНЕРАЦИЯ. РЕГЕНЕРАЦИЯ И РОСТ. ДВОЙНЫЕ СТРУКТУРЫ.

РЕГЕНЕРАЦИЯ И РОСТ

ДВОЙНЫЕ СТРУКТУРЫ

ГЛАВА VII САМОРАЗДЕЛЕНИЕ И РЕГЕНЕРАЦИЯ. ПОЯВЛЕНИЕ ПОЧЕК И РЕГЕНЕРАЦИЯ. АУТОТОМИЯ. ТЕОРИЯ АУТОТОМИИ

РЕГЕНЕРАЦИЯ И ПОЧКОВАНИЕ

АУТОТОМИЯ

ТЕОРИИ АУТОТОМИИ

ГЛАВА IX ПРИВЫВАНИЕ И РЕГЕНЕРАЦИЯ

ГЛАВА X ПРОИСХОЖДЕНИЕ НОВЫХ КЛЕТОК И ТКАНЕЙ

РОЛЬ «ЗАБАЛАНСОВЫХ СЛОЕВ» В РЕГЕНЕРАЦИИ

ПРЕДПОЛАГАЕМОЕ ПОВТОРЕНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ И
ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В РЕГЕНЕРАЦИИ

ГЛАВА XI РЕГЕНЕРАЦИЯ В ЯЙЦЕ И ЭМБРИОНЕ

ГЛАВА XII ТЕОРИИ РАЗВИТИЯ

ГЛАВА XIII ТЕОРИИ РЕГЕНЕРАЦИИ

ГЛАВА XIV ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ И ВЫВОДЫ

РЕГЕНЕРАЦИЯ И АДАПТАЦИЯ

ЛИТЕРАТУРА

УКАЗАТЕЛЬ

ПОЛНАЯ ЛИЦЕНЗИЯ ПРОЕКТА ГУТЕНБЕРГ

Электронная книга проекта Гутенберг «Регенерация»

Эта электронная книга предназначена для бесплатного использования в любой точке США и большинства других стран мира практически без каких-либо ограничений. Вы можете копировать, передавать или повторно использовать ее в соответствии с условиями лицензии проекта «Гутенберг», включенной в эту электронную книгу или доступной онлайн по [адресу www.gutenberg.org](http://www.gutenberg.org). Если вы не проживаете в США, перед использованием этой электронной книги вам необходимо ознакомиться с законодательством страны, в которой вы проживаете.

Название: Регенерация

Автор: Томас Хант Морган

Дата выпуска: 22 мая 2018 г. [электронная книга № 57198]

Последнее обновление: 24 января 2021 г.

Язык: английский

Благодарности: Произведено Ларри Б. Харрисоном, Брайаном Нессом, Чаком Грейфом и командой онлайн-корректоров <http://www.pgdp.net> (Этот файл был создан на основе изображений, любезно предоставленных The Internet Archive)

*** НАЧАЛО РЕГЕНЕРАЦИИ ЭЛЕКТРОННОЙ КНИГИ ПРОЕКТА ГУТЕНБЕРГ ***

[Содержание.](#)
[Указатель](#)

(примечание переписчика электронного текста)

РЕГЕНЕРАЦИЯ

Биологическая серия Колумбийского университета.

ПОД РЕДАКЦИЕЙ ГЕНРИ ФЭЙРФИЛДА ОСБОРНА и ЭДМУНДА Б. УИЛСОНА.

1. ОТ ГРЕКОВ ДО ДАРВИНА.

Автор: Генри Фэйрфилд Осборн, доктор наук, Принстон.

2. АМФИОКС И ПРЕДКИ ПОЗВОНОЧНЫХ.

Автор: Артур Уилли, бакалавр наук, Лондонский университет.

3. РЫБЫ, ЖИВЫЕ И ИСКОПАЕМЫЕ. Вводное исследование.

Башфорд Дин, доктор философии, Колумбийский университет.

4. КЛЕТКА В РАЗВИТИИ И НАСЛЕДОВАНИИ.

Автор: Эдмунд Б. Уилсон, доктор философии, Университет Джона Хопкинса.

5. ОСНОВЫ ЗООЛОГИИ.

Уильям Кит Брукс, доктор философии, Гарвард, доктор юридических наук, Уильямс.

6. ПРОТОЗОИ.

Автор: Гэри Н. Колкинс, доктор философии Колумбийского университета.

7. РЕГЕНЕРАЦИЯ.

Автор: Томас Хант Морган, доктор философии.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ СЕРИЯ КОЛУМБИЙСКОГО УНИВЕРСИТЕТА. VII.

РЕГЕНЕРАЦИЯ

ТОМАС ХАНТ МОРГАН, ДОКТОР ФИЛОСОФСКИХ НАУК

ПРОФЕССОР БИОЛОГИИ, БРИН-МОР-КОЛЛЕДЖ



Нью-Йорк

THE MACMILLAN COMPANY

ЛОНДОН: MACMILLAN & CO., LTD.

1901

Все права защищены

АВТОРСКОЕ ПРАВО, 1901,
THE MACMILLAN COMPANY.

Norwood Press
J. S. Cushing & Co.—Berwick & Smith
Норвуд, Массачусетс, США

Моей матери

ПРЕДИСЛОВИЕ

НАСТОЯЩИЙ том является результатом курса из пяти лекций на тему «Регенерация и экспериментальная эмбриология», прочитанных в Колумбийском университете в январе 1900 года. Темы, затронутые в лекциях, здесь рассмотрены более подробно и дополнены обсуждением ряда смежных вопросов. В последние несколько лет проблемы, связанные с регенерацией организмов, привлекают внимание большого числа биологов, и в этой области проделана большая работа, особенно в связи с регенеративными явлениями яйцеклетки и раннего эмбриона. Например, широкий интерес вызвало развитие изолированных клеток или бластомеров. С новыми открытиями стало более ясно, что последние явления являются лишь частными случаями общего явления регенерации в организмах, поэтому результаты были рассмотрены с этой точки зрения в настоящем томе.

Если покажется, что я иногда слишком усердно критикую гипотезу о предопределенных зародышах ядра, а также теорию естественного отбора, примененную к регенерации, я надеюсь, что важность рассматриваемых вопросов может служить оправданием для такой критики.

Если позволите, я бы хотел добавить еще одно личное замечание: мне кажется, что гораздо важнее, чем каждый отдельный вопрос, с которым сталкивается биолог, является его отношение к биологии как науке в целом. Никогда еще в истории биологии это не было так важно, как в настоящее время, когда мы так часто не можем понять, какие проблемы действительно являются научными и какие методы являются легитимными для их решения. Привычка предаваться преувеличенным и непроверяемым спекуляциям может притупить наше восприятие гипотез, главная ценность которых заключается в возможности их проверки; но те, кто тратит свое время и воображение на такие спекуляции, не могут надеяться долго устоять перед медленным, но верным продвижением научного духа исследования органических явлений. Исторические вопросы, с которыми, как кажется, связано так много проблем и для которых не существует строгих экспериментальных проверок, возможно, являются причиной того, что многие проблемы в биологии рассматриваются нестрого, а воображение слишком часто заменяет доказательства. Если же я попытался использовать свой материал таким образом, чтобы опровергнуть некоторые некритичные гипотезы биологии, то я надеюсь, что эта книга будет иметь более широкое значение, чем просто рассмотрение проблем регенерации.

Я хотел бы выразить свою глубокую признательность профессору Х. Ф. Осборну и профессору Э. Б. Уилсону за дружескую критику и советы; а в связи с пересмотром текста я очень благодарен профессору Дж. У. Уоррену, профессору У. М. Уилеру, профессору Г. Х. Паркеру и профессору Лео Лозбу.

БРИН-МОР-КОЛЛЕДЖ,

11

июня

1901

ПЕНСИЛЬВАНИЯ,

г.

СОДЕРЖАНИЕ

ГЛАВА I ОБЩЕЕ ВВЕДЕНИЕ

	СТРАНИЦА
Исторический обзор работ по регенерации Трембле, Бонне и Спалланцани	<u>1</u>
Некоторые дополнительные примеры регенерации	<u>6</u>
Определение терминов	<u>19</u>

ГЛАВА II ВНЕШНИЕ ФАКТОРЫ РЕГЕНЕРАЦИИ У ЖИВОТНЫХ

Влияние температуры	<u>26</u>
Влияние пищи	<u>27</u>
Влияние света	<u>29</u>
Влияние силы тяжести	<u>30</u>
Влияние контакта	<u>33</u>
Влияние химических изменений в окружающей среде	<u>35</u>
Общие выводы	<u>36</u>

ГЛАВА III ВНУТРЕННИЕ ФАКТОРЫ РЕГЕНЕРАЦИИ У ЖИВОТНЫХ

Полярность и гетероморфоз	<u>38</u>
Латеральная регенерация	<u>43</u>
Регенерация с наклонной поверхности	<u>44</u>
Влияние внутренних органов на поверхность разреза	<u>52</u>
Влияние количества нового материала	<u>54</u>
Влияние старых частей на новые	<u>62</u>
Влияние ядра на регенерацию	<u>65</u>

Закрытие срезанных краев	<u>69</u>
--------------------------	-----------

ГЛАВА IV

РЕГЕНЕРАЦИЯ У РАСТЕНИЙ

Регенерация у цветущих растений	<u>71</u>
Регенерация у печеночников, мхов и плесневых грибов	<u>84</u>
Гипотеза о формирующих веществах	<u>88</u>

ГЛАВА V

РЕГЕНЕРАЦИЯ И ПОДВЕРЖЕННОСТЬ ТРАВМАМ

Примеры предполагаемой связи между регенерацией и подверженностью травмам	<u>92</u>
Регенерация в разных частях тела	<u>97</u>
Регенерация в животном мире	<u>103</u>
Регенерация и теория естественного отбора	<u>108</u>

ГЛАВА VI

РЕГЕНЕРАЦИЯ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ. ГИПЕРТРОФИЯ. АТРОФИЯ

Регенерация печени, глаз, почек, слюнных желез, костей, мышц, нервов, мозга и спинного мозга позвоночных	<u>111</u>
Примеры гипертрофии	<u>115</u>
Теории гипертрофии	<u>118</u>
Атрофия	<u>123</u>
Неполное восстановление	<u>125</u>

ГЛАВА VII

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ

Предполагаемая связь между физиологической регенерацией и восстановительной регенерацией	<u>128</u>
Регенерация и рост	<u>131</u>
Двойные структуры	<u>135</u>

ГЛАВА VIII

САМОДЕЛЕНИЕ И РЕГЕНЕРАЦИЯ. ПОЧКИ И РЕГЕНЕРАЦИЯ. АВТОТОМИЯ. ТЕОРИИ АВТОТОМИИ

Обзор групп, в которых происходит саморазделение	<u>142</u>
--	------------

Деление в плоскости наименьшего сопротивления	<u>144</u>
Обзор групп, в которых происходит почкование. Связь почкования с регенерацией	<u>149</u>
Автотомия	<u>150</u>
Теории аутономии	<u>155</u>

ГЛАВА IX

ПРИВИВКА И РЕГЕНЕРАЦИЯ

Примеры прививки у гидры, тубулярии, планарий, дождевых червей, головоастиков	<u>159</u>
Пересадка частей органов в другие части тела у высших животных	<u>178</u>
Пересадка частей эмбрионов лягушки	<u>182</u>
Слияние двух яиц с образованием одного эмбриона	<u>188</u>

ГЛАВА X

ПРОИСХОЖДЕНИЕ НОВЫХ КЛЕТОК И ТКАНЕЙ

Возникновение новых клеток у кольчатых червей	<u>190</u>
Происхождение новой линзы в глазу саламандр	<u>203</u>
Роль «зародышевых слоев» в регенерации	<u>207</u>
Предполагаемое повторение филогенетических и онтогенетических процессов в регенерации	<u>212</u>

ГЛАВА XI

РЕГЕНЕРАЦИЯ В ЯЙЦЕ И ЭМБРИОНЕ

Введение	<u>216</u>
Регенерация в яйце лягушки	<u>217</u>
Регенерация в яйце морского ежа	<u>228</u>
Регенерация у других форм: амфиокс, асцидия, реснитчатый полип, улитка, медуза, рыба	<u>236</u>

ГЛАВА XII

ТЕОРИИ РАЗВИТИЯ

Теории изотропии и тотипотентности клеток	<u>242</u>
Теория качественного деления ядра	<u>243</u>
Теория эквивалентности клеток	<u>244</u>
Теория организованной структуры протоплазмы	<u>246</u>
Теория клеток как единиц	<u>250</u>
Дальнейший анализ теорий качественного деления ядра и эквивалентности бластомеров	<u>252</u>

Аналитическая теория Дриша, критика и более поздние теории Дриша	<u>253</u>
Выводы	<u>256</u>

ГЛАВА XIII

ТЕОРИИ РЕГЕНЕРАЦИИ

Теория преформирования	<u>260</u>
Сравнение с ростом кристалла	<u>263</u>
Теория завершения	<u>264</u>
Теория формирующих веществ	<u>265</u>
Выводы	<u>269</u>
Теория напряжений, контролирующих рост	<u>271</u>

ГЛАВА XIV

ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ И ВЫВОДЫ

Организация	<u>277</u>
Машинная теория развития и регенерации	<u>283</u>
Телеология	<u>283</u>
«Действие на расстоянии»	<u>284</u>
Определение терминов: причина, стимул, фактор, сила, формирующая сила, организация	<u>287</u>
Регенерация как явление адаптации	<u>288</u>
<u>ЛИТЕРАТУРА</u>	<u>293</u>
<u>УКАЗАТЕЛЬ</u>	<u>311</u>

ВОССТАНОВЛЕНИЕ

ГЛАВА I

ОБЩЕЕ ВВЕДЕНИЕ

Хотя Аристотель и Плиний упоминали о нескольких случаях регенерации, эта тема впервые привлекла всеобщее внимание благодаря замечательным наблюдениям и экспериментам аббата Трембле. Его интерес привлекли некоторые пресноводные полипы, гидры, которые были для него в новинку, и чтобы выяснить, являются ли эти организмы растениями или животными, он попробовал разрезать их на кусочки; ведь было общеизвестно, что кусочки растения дают новое растение, а если животное разрезать на кусочки, то кусочки погибают. Трембле обнаружил, что полип, если его разрезать пополам, дает два полипа. По логике, он должен был бы сделать вывод, что новая форма является растением, но на основании других наблюдений, касающихся способа питания и движения, Трембле пришел к выводу, что полип является животным и что свойство развивать новый организм из части должно принадлежать как животным, так и растениям. «Я был твердо убежден, — говорит он, — что природа слишком обширна и слишком малоизвестна, чтобы мы могли без опрометчивости решать, что то или иное свойство не встречается в том или ином классе организованных тел».

Первые эксперименты Трембле были проведены в 1740 году, и о замечательных результатах было сообщено в письмах нескольким другим натуралистам. Так случилось, что еще до появления мемуаров Трембле в 1744 году его результаты были широко известны, и несколько других наблюдателей повторили его эксперименты, распространили их на другие формы и даже опубликовали отчет о своих собственных экспериментах, признав, однако, Трембле первооткрывателем. Так, в 1742 году Реомер описал ряд других форм, в которых происходит регенерация, а в 1745 году Бонне также описал некоторые эксперименты, которые он проводил в течение четырех предыдущих лет. Эти результаты вызвали широкий интерес, и были проведены эксперименты со многими различными видами животных, чтобы проверить их способность к регенерации. Наиболее важными из этих новых открытий были открытия Спалланцани, который в 1768 году опубликовал краткое предварительное изложение своих результатов в своей работе «*Prodromo*».

Трембле обнаружил, что когда гидра разрезается на две части, время, необходимое для развития новых особей, меньше в теплую погоду, чем в холодную. Он также обнаружил, что если гидра разрезается на три или четыре части, каждая часть дает новую особь. Если эти новые гидры кормить до тех пор, пока они не вырастут до полного размера, а затем снова разрезать на куски, каждый кусок даст новый полип. Новые животные в некоторых случаях содержались в течение двух лет и ведут себя во всех отношениях так же, как обычные полипы.

Трембле также обнаружил, что если отрезать переднюю часть, или головную часть, с щупальцами, то она также даст новое животное. Если гидру разрезать по длине на две части, края закругляются и соединяются, и через час или меньше она может снова принять характерную форму. Позже у нового индивидуума могут появиться новые щупальца. Если гидру разрезать по длине на четыре части, каждая часть также даст новый полип.

Если только головная часть гидры разделится на две части, каждая половина станет новой головой, и в результате получится двуглавая гидра. Если каждая из новых голов снова разделится, получится четырехглавая гидра; а если каждая из четырех голов еще раз разделится на две части, сформируется восьмиглавая гидра. Гидра такого рода, у которой таким образом образовалось семь голов, показана на рис. 1, А. Каждая голова ведет себя как отдельное существо, и все они остаются соединенными на одном стебле. Если разделить гидру поперек, то получится существо с двумя ногами.

Один из самых гениальных и самых известных экспериментов, проведенных Тремблеем, заключался в выворачивании гидры наизнанку ([рис. 1, В, 1 и 2](#)). Животное стремится вернуться в

исходное положение, но, проткнув тело тонкой щетиной, Тремблей полагал, что можно предотвратить возвращение, и что внутренняя поверхность полого тела останется снаружи, а внешняя поверхность тела станет выстилать новую центральную полость. Он полагал, что каждый слой изменяет свои первоначальные характеристики () и становится похожим на другой слой. Подробности этих экспериментов будут описаны в следующей главе, а также более поздние эксперименты, которые пролили совершенно иной свет на полученные результаты.

Реомер повторил эксперимент Тремблея по разрезанию гидры на куски и получил те же результаты. Он также обнаружил, что некоторые пресноводные черви, а также наземные дождевые черви регенерировали при разрезании на куски. По его инициативе два других натуралиста^[1] исследовали морских звезд и некоторых морских полипов и пришли к выводу, что эти формы, скорее всего, также способны к регенерации. Рео показал, что регенерация чаще происходит у хрупких форм, которые более подвержены травмам.

Эксперименты Бонне были проведены на нескольких видах пресноводных

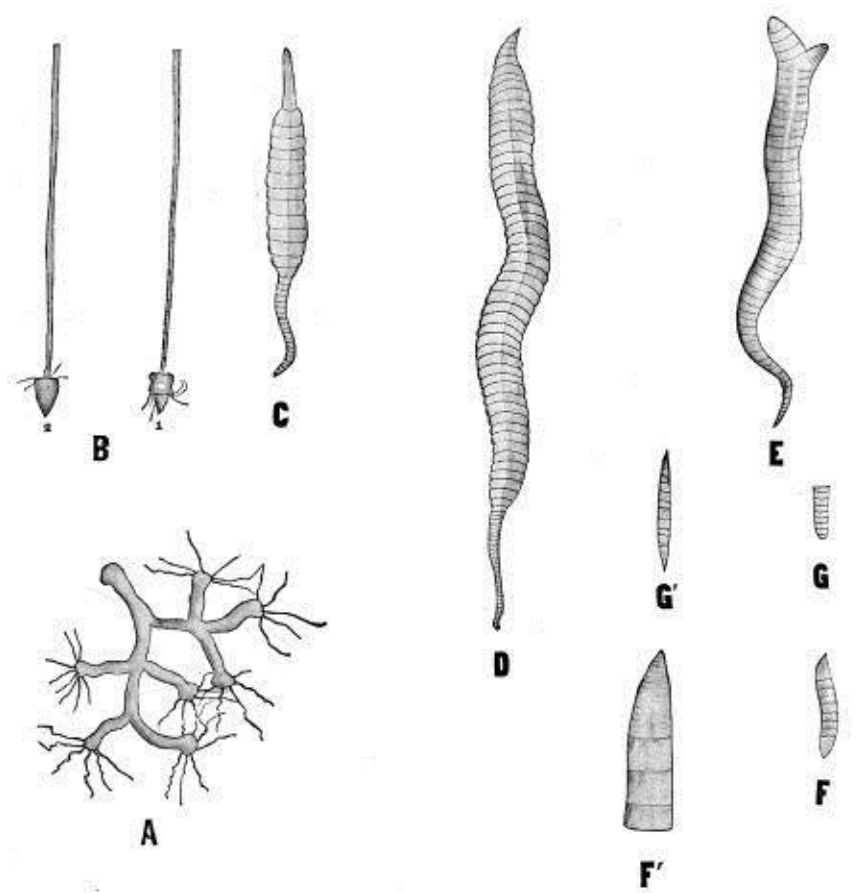


Рис. 1.—А-В. По Трембли, С-Г'. По Бонне. А. Семиглавая гидра, полученная путем продольного разделения головы. В. Иллюстрация метода выворачивания гидры наизнанку с помощью щетинки: 1, проталкивание ноги через рот; 2, завершение процесса. С. Средняя часть дождевого червя (разрезанного на три части) с новой головой и хвостом. D. Передняя часть дождевого червя, регенерирующая новый «нежный» хвост. Е. Задняя треть червя (*lumbriculus*), у которого регенерировали две головы. F. Средняя часть червя (другого вида), разрезанного на три части. На каждом конце образовался хвост. F'. Передняя, увеличенная часть (хвост) последнего. G. Небольшой кусок червя. G'. Регенерация головы и хвоста того же червя.

червей, один из которых, по крайней мере, похоже, был кольчатым червем *lumbriculus*. Его первые эксперименты (1741) показали, что когда червь разрезается на две части, на заднем конце передней части развивается новый хвост, а на переднем конце задней части — новая голова. Он обнаружил, что если червя разрезать на три, четыре, восемь, десять или даже четырнадцать частей, каждая часть дает новый червь; новая голова появляется на переднем конце каждой части, а новый

хвост — на заднем конце (рис. 1, G, G'). Рост новой головы во всех случаях ограничивается образованием нескольких сегментов, но новый хвост продолжает расти в длину, новые сегменты вставляются непосредственно перед концевой частью, содержащей анальное отверстие. Летом регенерация новой части происходит за два-три дня, зимой — за десять-двенадцать дней, и эта разница обусловлена не временем года, а температурой. Бонне обнаружил, что если отрезать вновь регенерированную голову, то регенерирует новая, а если удалить вторую, то развивается третья, новая, и в одном случае это происходило восемь раз: в девятый раз образовался только бутонный отросток. В других случаях новая голова появлялась еще несколько раз, но никогда более двенадцати. Он считал, что способность части к регенерации пропорциональна количеству раз, когда животное может быть травмировано в естественных условиях.

Бонне обнаружил, что короткие кусочки из передней или задней части тела не регенерировали и обычно погибали через несколько дней. Иногда на переднем конце кусочка появлялись две новые головы (рис. 1, E), а иногда на заднем конце — два хвоста.

Был обнаружен другой вид пресноводного червя ([2]), который давал очень замечательные результаты. Если его разрезать на две части, то на переднем конце задней части появляется не новая голова, а новый хвост. Таким образом, образуется червь с двумя хвостами, повернутыми в противоположные стороны, как показано на рис. 1, F, F'.

Спалланцани провел множество экспериментов на различных животных, но, к сожалению, полный отчет о его работе так и не был опубликован, и у нас есть только краткое изложение, приведенное в его *Prodromo* (1768). Он провел большое количество экспериментов с земляными червями нескольких видов и обнаружил, что червь, разрезанный на две части, может произвести двух новых червей; или, по крайней мере, что передняя часть производит новый хвост, который увеличивается в длине и в конечном итоге может представлять заднюю часть тела; задняя часть, однако, производит только короткую голову на своем переднем конце, но никогда не восполняет остальную часть, которая была утрачена. Короткий кусок переднего конца не регенерирует; но у одного вида дождевых червей, который отличается от всех других в этом отношении, короткий передний кусок или голова может образовать новый хвост на своем заднем конце. [3] Спалланцани также обнаружил, что если отрезать большую часть переднего конца, развитие новой головы задним куском задерживается, а у некоторых видов не происходит вовсе.

Если новая голова отрезается, регенерируется другая, и в одном случае это происходило пять раз. Если после развития новой головы отрезается только часть, удаленная часть заменяется, и если часть этой новой части отрезается, она также регенерируется. Если червя разделить продольно пополам (), обе части погибают. Если же разделить червя продольно и удалить только одну часть, то она регенерирует из оставшейся части ([4]). Несколько современников Спалланцани также проводили эксперименты с дождевыми червями. [5]

Спалланцани обнаружил, что головастики могут регенерировать свой хвост; и если часть нового хвоста отрезана, оставшаяся часть регенерирует столько, сколько было потеряно. Более взрослые головастики регенерируют медленнее, чем более молодые. Если головастик не кормить, он перестает расти, но все равно регенерирует хвост, если его отрезать. [6] Саламандры также регенерируют новый хвост, производя даже новые позвонки. Если отрезать ногу, она регенерирует; если отрезать все четыре ноги, одновременно или поочередно, они обновляются. Если нога отрезана близко к телу, образуется неполностью регенерированная часть. Было обнаружено, что регенерация ног происходит у всех видов саламандр, известных Спалланцани, но лучше всего на ранних стадиях развития. У взрослых саламандр регенерация происходит быстрее у мелких видов, чем у крупных. Любопытно, что было обнаружено, что если отрезать пальцы рук или ног, они регенерируют очень медленно. Если пальцы одной стороны и вся нога противоположной стороны отрезаны одновременно, нога может регенерировать так же быстро, как пальцы другой стороны. Однако для некоторых видов одного года часто недостаточно, чтобы нога полностью сформировалась. Если животное содержится без пищи в течение двух месяцев

после отрезания ноги, новая нога регенерирует так же быстро, как у другой саламандры, которую в течение этого времени кормили. Если животное дольше не кормить, оно уменьшится в размерах, но новая нога все равно будет продолжать расти. Иногда регенерируется больше или меньше пальцев, чем обычно, но, как правило, передняя нога восстанавливает четыре пальца, а задняя — пять.

В одном эксперименте все четыре лапы и хвост были отрезаны шесть раз в течение трех летних месяцев и регенерировали. Спалланцани подсчитал, что в новых частях должно было образоваться 647 новых костей. Регенерация новых конечностей происходила так же быстро, как и в первый раз. Спалланцани также обнаружил, что верхняя и нижняя челюсти саламандры могут регенерировать.

Если отрезать щупальца улитки или слизни, они восстанавливаются; и Спалланцани обнаружил, что даже если отрезать всю голову, новая регенерируется. Также могут регенерироваться и другие части улитки, такие как нога или воротник (). Было обнаружено, что голова слизни регенерируется с большим трудом, чем голова улитки.

Эти справедливо прославленные эксперименты Трембле, Реомара, Бонне и Спалланцани легли в основу всех последующих работ. Правда, было открыто много новых фактов, и во многих случаях мы проникли глубже в условия, влияющие на регенерацию, но многие важные факты, касающиеся регенерации, были известны благодаря работам этих четырех натуралистов.

НЕКОТОРЫЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ПРИМЕРЫ РЕГЕНЕРАЦИИ

В настоящее время под термином «регенерация» подразумевается столько различных явлений, что для получения общего представления о предмете необходимо рассмотреть некоторые типичные примеры этого процесса.

Регенерация различных частей саламандры демонстрирует некоторые характерные методы восстановления утраченных частей. Если отрезать лапу, регенерируется новая лапа; если отрезать больше, чем лапу, восстанавливается столько, сколько было утрачено. Например, если разрез сделан через переднюю лапу, то регенерируется столько же передней лапы, сколько было удалено, а также лапа; если разрез сделан через верхнюю часть ноги, то регенерируется остальная часть ноги, передняя лапа и лапа. Новая часть сначала меньше удаленной части, хотя она может содержать все элементы, характерные для ноги. Она постепенно увеличивается в размере, пока не достигнет того же размера, что и нога на другой стороне тела, и тогда ее рост заканчивается.

Другие части тела саламандры также обладают способностью к регенерации. Если отрезать часть хвоста, то она восстанавливается в том же объеме, что и была удалена; если отрезать часть нижней или верхней челюсти, то отсутствующая часть регенерируется; если удалить часть глаза, то из оставшейся части формируется новый глаз; но если удалить весь глаз или всю конечность вместе с плечевым поясом, то ни одна из этих структур не регенерируется.

У других позвоночных способность к регенерации более ограничена. Ящерица может регенерировать хвост, но не конечности. Собака не может регенерировать ни конечности, ни хвост.

Было установлено, что новая конечность саламандры сначала меньше удаленной, но может содержать все элементы исходной конечности. Мы наблюдаем то же явление у других видов, и поскольку оно представляет определенный теоретический интерес, можно привести еще несколько примеров. Если хвост рыбы, имеющий двулопастную форму, отрезать у основания, как показано на [рис. 40](#), G, над обнаженным краем появляется узкая полоса нового материала. Новая часть

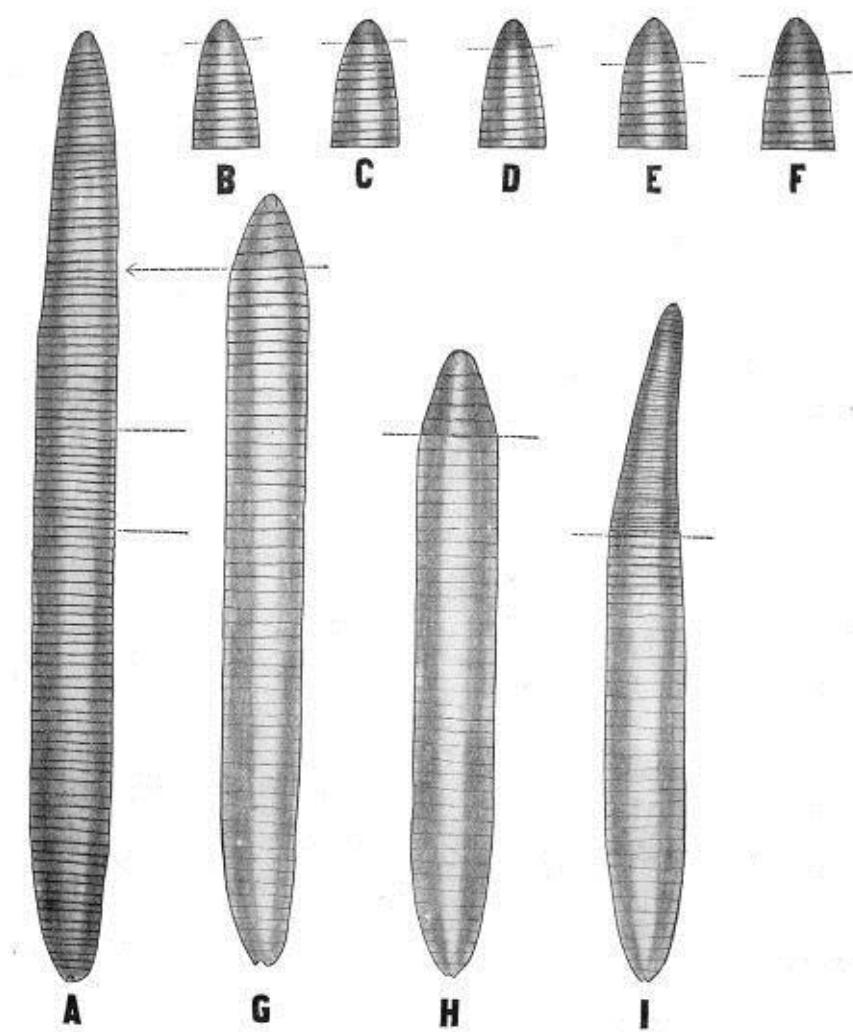


Рис. 2. — *A. Allolobophora fatida*. Нормальный червь. B-F. Передние концы червей, которые после удаления одного, двух, трех, четырех и пяти сегментов регенерировали то же количество. G. Передняя треть отрезана. Регенерированы только пять сегментов головы. H. Червь разрезан пополам посередине. Головная часть из пяти сегментов регенерирована. I. Червь разрезан пополам сзади посередине. Гетероморфный хвост регенерировал на переднем конце.

теперь начинает расти быстрее в двух местах, чем в промежуточных точках, как показано на [рис. 40, H](#). Новый хвост, хотя и очень короткий, в результате приобретает характерную двулопастную форму. Особый интерес представляет тот факт, что новый материал, появляющийся над обнаженным краем, сначала растет с одинаковой скоростью во всех точках, пока не достигает уровня исходного раздвоения, а затем продолжает расти быстрее в двух областях, образуя доли хвоста, но две области наиболее быстрого роста очень скоро устанавливаются в новом хвосте. Последующий рост во всех частях нового хвоста увеличивает его до полного размера.

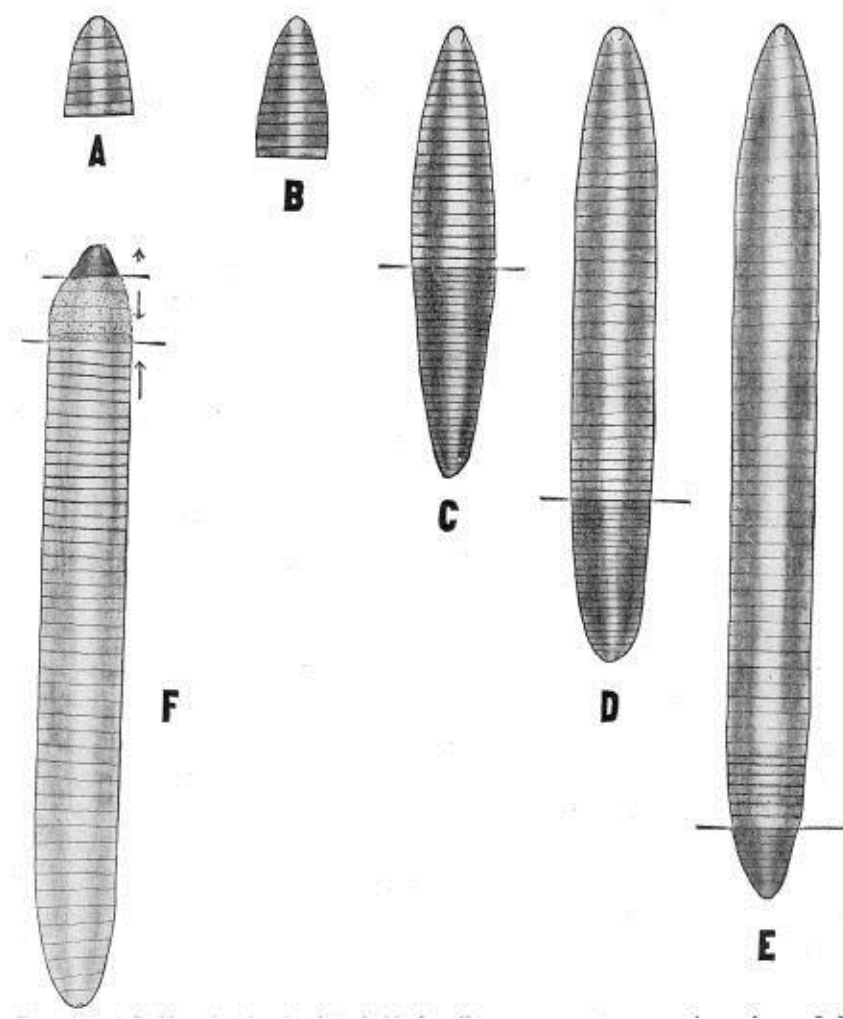


Рис. 3.—А, В. Короткие головные концы *A. fætida*, которые не регенерировали на задней поверхности. С, D, E. Более длинные передние части, которые образовали новые сегменты на своих задних концах. F. По Хазену. Часть, состоящая из пяти (от 3 до 7) передних сегментов, привитых в обратном положении к переднему концу другого червя. Гетероморфная голова из примерно двух сегментов регенерировала на свободном конце, который является задним концом части.

В некоторых случаях регенерации, когда новая часть сначала меньше удаленной, она представляет собой только дистальную часть тела, и хотя новая часть может вырасти до полного размера, удаленная часть может никогда не восстановиться. Это иллюстрируется регенерацией переднего конца дождевого червя, например, у краснополосного дождевого червя или брандлинга (*Allolobophora fætida*).^[7] Если отрезать один сегмент переднего конца, очень быстро регенерируется один сегмент (рис. 2, В); если отрезать два сегмента, восстанавливаются два (рис. 2, С); если отрезать три сегмента, регенерируется столько же (рис. 2, D); если отрезаны четыре, то, как правило, восстанавливаются четыре (рис. 2, E); когда отрезаны пять, восстанавливаются четыре или пять (рис. 2, F); но если отрезаны шесть или более, то регенерируются только четыре или пять (рис. 2, G). В этом случае обнаруживается, что вскоре достигается предел, за которым образуется меньше сегментов, чем было удалено. Новые сегменты образуют передний конец или голову, которая увеличивается до характерного размера; но отсутствующие сегменты за новой головой никогда не регенерируются, и червь остается укороченным на всю оставшуюся жизнь. Если репродуктивная область была удалена вместе с передней частью, новые репродуктивные органы никогда не образуются, и червь остается неспособным к размножению.

Эта же зависимость между количеством сегментов, отрезанных от переднего конца, и количеством регенерированных сегментов, по-видимому, сохраняется во всей группе кольчатых червей, хотя максимальное количество регенерированных сегментов может быть разным у разных

видов. Так, у *lumbriculus* регенерируется шесть, семь или даже восемь новых сегментов, если удалено больше этого количества.

Если мы исследуем метод регенерации с заднего конца кусочка дождевого червя, мы обнаруживаем, что при удалении нескольких или многих задних сегментов восстанавливается новая часть, сначала состоящая из очень небольшого количества сегментов. Конечный сегмент содержит новое заднее отверстие пищеварительного тракта. Новые сегменты теперь формируются непосредственно перед концевым сегментом, причем самый молодой из них находится рядом с концевым сегментом. Процесс продолжается до тех пор, пока не будет сформирован полный набор сегментов ([рис. 3](#), С, D, E). Сравнивая эти результаты с описанными выше для переднего конца, мы обнаруживаем, что в обоих случаях сначала образуется только несколько сегментов, но при задней регенерации новые сегменты вставляются вблизи заднего конца. Этот процесс вставки является характерным способом, с помощью которого многие кольчатые черви добавляют новые сегменты к заднему концу по мере того, как они становятся больше и длиннее.

Среди плоских червей пресноводные планарии демонстрируют замечательные способности к регенерации. Если передний конец отрезать на любом уровне, образуется новая голова ([рис. 4](#), С). Новый червь сначала слишком короткий, *т. е.* новая голова находится слишком близко к глотке, но в области за новой головой происходят изменения, которые приводят к развитию нового материала в этой части. В результате новая голова смещается все дальше и дальше вперед, пока не сформируются типичные отношения между частями, после чего рост в области за головой прекращается ([рис. 4](#), С'). Аналогичные изменения происходят при отсечении заднего конца, как показано на [рис. 4](#), В, В'. Новая часть содержит новую глотку, которая пропорционально находится слишком близко к голове, но глотка перемещается дальше назад за счет образования нового материала перед ней, пока не достигнет типичного расстояния от головы. У этих планарий результаты несколько сложны из-за изменения формы старой части, особенно если кусок не питается; но основные факты приведены выше, а более полное описание происходящих изменений будет дано в другом месте.

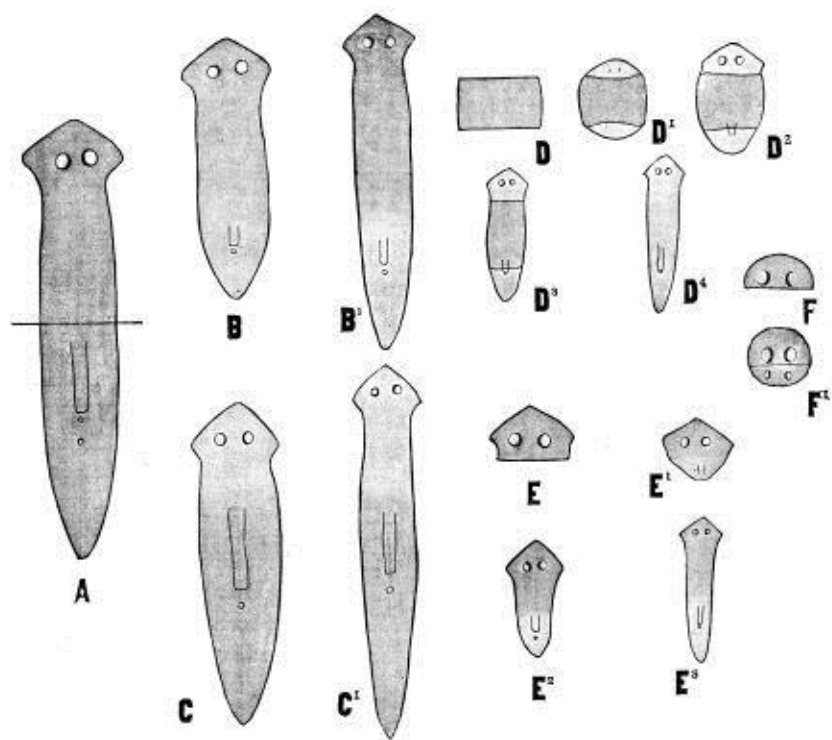


Рис. 4.—A-E. *Planaria maculata*. A. Нормальный червь. B, B'. Регенерация передней половины. C, C'. Регенерация задней половины. D. Поперечный срез червя. D¹, D², D³, D⁴. Регенерация того же. E. Старая голова. E¹, E², E³. Регенерация того же. F. *P. lugubris*. Старая голова отрезана сразу за глазами. F¹. Регенерация новой головы на заднем конце той же головы.

БОКОВАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ

Регенерация происходит не только в передне-заднем направлении, но у многих животных также и в боковом. Регенерация конечности саламандры, конечно, является случаем боковой регенерации в отношении животного в целом (), но в продольном направлении в отношении самой конечности. Боковая регенерация конечности произошла бы, если бы конечность была разделена по длине на две части и одна из частей была удалена. Если бы всю саламандру разрезать пополам в продольном направлении, каждая половина, безусловно, погибла бы без регенерации, хотя бы потому, что для жизни разных частей необходима целостность срединных органов. Если же планарию разрезать в продольном направлении на правую и левую половины, каждая часть завершит себя в поперечном направлении и образует нового червя (рис. 13½, A-D). Даже узкая часть, отрезанная сбоку, даст новый червь путем регенерации в поперечном направлении, как показано на рис. 19, а, б, с. У гидры также половина продольной части дает новое животное, но в этом случае не за счет добавления нового материала сбоку, а за счет соединения срезанных краев, образующих трубку меньшего диаметра. Впоследствии часть меняет свою форму на характерную для гидры.

РЕГЕНЕРАЦИЯ КОНЕЧНЫХ ЧАСТЕЙ ТЕЛА

В большинстве предыдущих примеров было описано поведение более крупного из двух кусков, полученных в результате операции, но есть некоторые важные факты, связанные с регенерацией более мелких концевых частей. Нога или хвост, отрезанные от саламандры, вскоре погибают, не регенерируя. Жизнь ноги может быть сохранена только в том случае, если часть снабжается определенными веществами из тела животного. Конечно, из этого не следует, что если бы нога или хвост могли быть сохранены живыми, они регенерировали бы саламандру. Фактически, есть доказательства, показывающие, что, по крайней мере, в случае с хвостом, хотя он и может регенерировать структуру на своем переднем конце, эта структура не является саламандрой, а чем-то другим. Это было однозначно доказано в ходе определенных экспериментов с хвостом головастика. Можно привить хвост одного головастика в обратном положении, т. е. с свободным передним концом, на хвост другого головастика (рис. 54, A-D) или

даже на другие части тела. Регенерация происходит от свободного конца, т. е. от проксимального конца привитого хвоста. Новая структура напоминает хвост, а не головастика. Если кто-то возразит (), что эксперимент не является окончательным из-за наличия старого хвоста или использования вновь развивающейся части, то на этот возраст можно ответить другим экспериментом. Если, как показано на [рис. 56](#), А, из основания хвоста молодого головастика вырезать треугольный кусок, причем разрез должен быть настолько глубоким, чтобы нервный канатик и хорда были перерезаны пополам, то из проксимального конца хвоста развивается новая хвостоподобная структура, которая поворачивается вперед, а иногда вбок. В этом случае возражения против предыдущего эксперимента не применимы, и образуется такая же структура, а именно хвост.

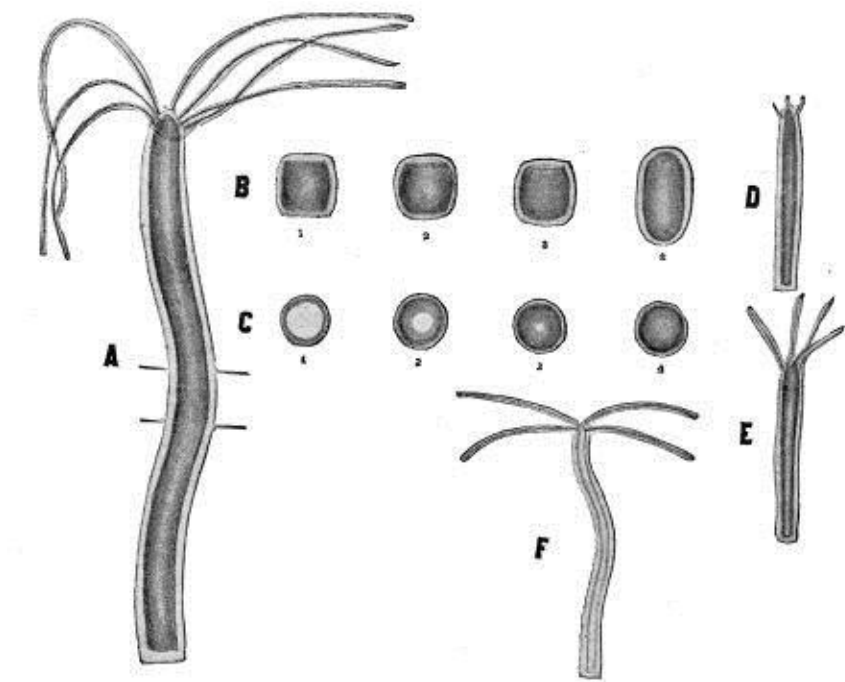


Рис. 5. — *Hydra viridis*. А. Нормальная гидра. Линии указывают место, где был вырезан кусок. В, 1-4. Изменения в куске А, вид сбоку. С, 1-4. То же самое, вид с конца. D, E, F. Поздние стадии того же куска, нарисованные в том же масштабе.

У дождевого червя мы также обнаруживаем некоторые интересные факты, связанные с регенерацией концевых частей. Если один, два, три, четыре или пять сегментов отрезаны от переднего конца, они погибают, не регенерируя. Части, содержащие больше сегментов, например от шести до десяти, могут оставаться живыми в течение месяца или дольше, но не регенерируют ([рис. 3](#), А, В). То, что эта неспособность к регенерации на заднем конце не связана с малостью части, можно продемонстрировать, удалив из части из пяти сегментов один или два передних сегмента. Они будут быстро регенерированы. Однако другой эксперимент показал, что если эти маленькие части можно сохранить живыми в течение длительного времени, а также снабдить питанием, регенерация произойдет на заднем конце. Например, если у небольшого кусочка из восьми или десяти сегментов отрезать три или четыре передних сегмента и привить его передний конец к переднему концу другого червя, как показано на [рис. 3](#), F, то через несколько месяцев кусочек начнет регенерировать на открытом заднем конце, но в единственном случае, когда этот эксперимент был проведен успешно, на открытом свободном конце появилась новая голова, а не хвост. Этот результат обусловлен не прививкой или передним положением заднего конца, а какой-то особенностью самого кусочка. Мы находим обратное этому результату в эксперименте с хвостовой областью дождевого червя, где результат более явно связан с природой самого кусочка. Если от заднего конца отрезать кусок, длина которого составляет менее половины длины червя, то из его передней поверхности отреза обычно образуется не голова, а другой хвост ([рис. 2](#), I).

Результат аналогичен тому, который описал Бонне для одного из пресноводных кольчатых червей. Параллельный случай с головой земляного червя наблюдается у одного из планарий. Если голову *Planaria lugubris* отрезать сразу за глазами ([рис. 4, F](#)), на задней срезанной кромке головы образуется новая голова, повернутая в противоположном направлении, как показано на [рис. 4, F'](#).

РЕГЕНЕРАЦИЯ ПУТЕМ ТРАНСФОРМАЦИИ ВСЕГО КУСКА

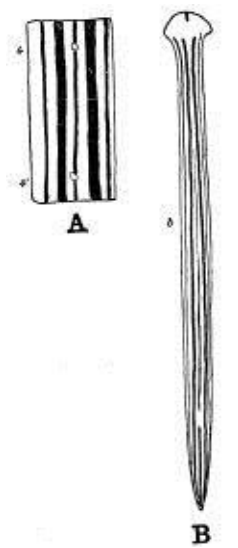


Рис. 6.—А. Кусок *Bipalium kewense*. Средняя пигментная полоса повреждена в двух местах (см. кружки в А). В. Регенерация того же куска.

При регенерации некоторых низших животных превращение кусочка в новое животное меньшего размера происходит скорее за счет изменения формы самого кусочка, чем за счет образования нового материала на обрезанных концах. Если отрезать кольцо от тела гидры, как показано на [рис. 5, А](#), открытые концы кольца вскоре закрываются за счет сокращения боковых сторон кусочка, и в течение нескольких часов кольцо превращается в полый шар; или, если кусочек длиннее, в закрытый цилиндр. Через день или два кусок начинает удлиняться, и у одного конца появляются четыре щупальца ([рис. 5, В, С, D](#)). Кусок продолжает удлиняться, пока не образует небольшой полип, имеющий типичные пропорции длины и ширины ([рис. 5, Е, F](#)). Он превратился в новый цилиндр, который длиннее отрезанного куска, но соответственно уже. В этом случае нельзя говорить о замене отсутствующих частей, а скорее о формировании нового целого путем трансформации старого куска. У планарий образование нового червя из кусочка также сопровождается изменением формы старой части, а также добавлением нового материала на отрезанном конце. Если вырезать поперечный кусочек, как показано на [рис. 4, D](#), на концах появляется новый материал, но старый кусочек также становится уже и длиннее ([рис. 4, D¹-D⁴](#)). Если отрезать старую голову, она производит новый материал на своем заднем конце ([рис. 4, Е, Е'](#)), а также становится меньше, поскольку новая часть становится больше ([рис. 4, Е², Е³](#)). У наземной планарии *Bipalium kewense* часть трансформируется в нового червя, как показано на [рис. 6, А, В](#). В этом случае старые пигментные полосы части переносятся непосредственно на нового червя, а часть удлиняется во время трансформации.

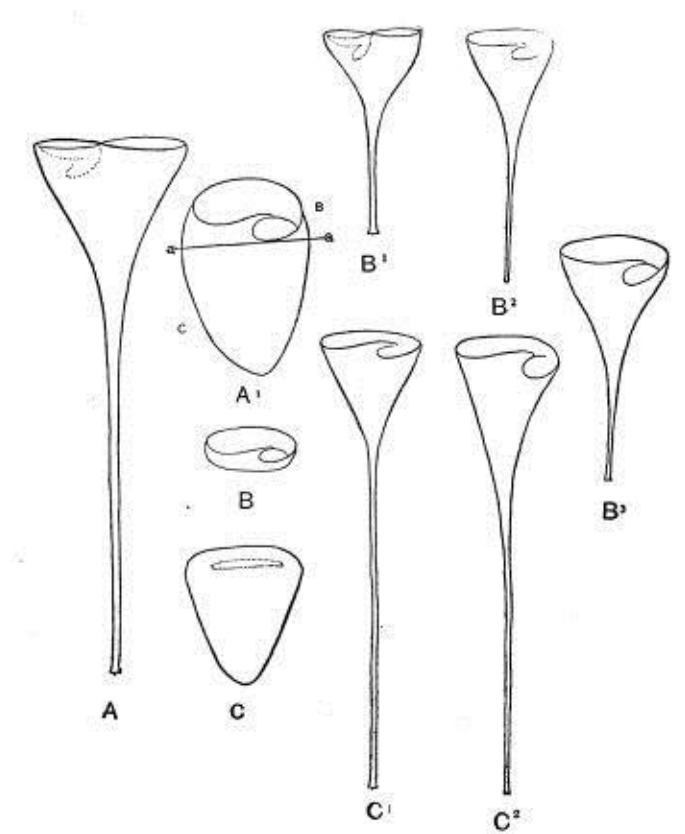


Рис. 7.—*Stentor caeruleus*. A. Нормальный, полностью развернутый индивид. A'. Тот же самый в сокращенном состоянии. Линия a-a указывает место, где он был разрезан на две части. B, C. Части после разделения. B', B'', B'''. Регенерация трех дистальных частей (B), содержащих старый перистом. C', C''. Регенерация двух проксимальных частей или частей ноги (C).

Аналогичное изменение происходит в частях одноклеточных животных, что лучше всего видно на примере отрезанных частей стентора. Если *Stentor caeruleus* разрезать на две части, как показано на [рис. 7](#), каждая часть образует новую особь половины размера, но пропорциональной формы. Старый перистом остается на передней части, но уменьшается в размере по мере изменения формы части, и хотя сначала он может быть слишком большим для длины новой части, в конечном итоге он достигает размера, пропорционального остальной части животного. Задняя часть сначала слишком длинная для размера нового перистома, который формируется, но последний становится больше, пока не достигнет характерной формы. Изменение формы стентора может произойти за несколько часов, и результат достигается не за счет развития нового протоплазма над отрезанным концом, а за счет изменения старого протоплазма в новую форму. Подобный эксперимент показан на [рис. 8](#), где стентор был разрезан на три части, каждая из которых содержала часть старого ядра.

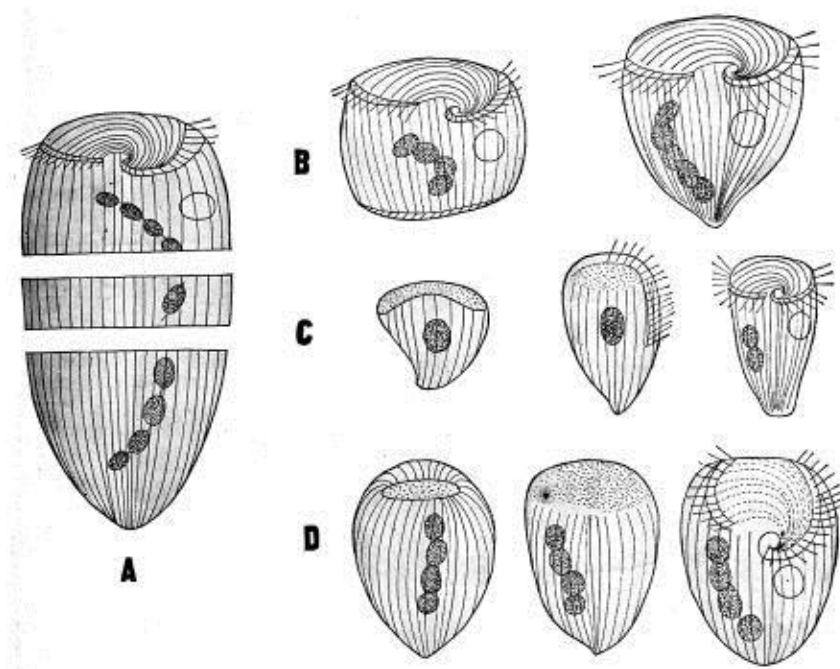


Рис. 8. — По Груберу. *Stentor caeruleus*. A. Разрезан на три части. B. На этом ряду показана регенерация передней части. C. На этом ряду показана регенерация средней части. D. На этом ряду показана регенерация задней части.

РЕГЕНЕРАЦИЯ У РАСТЕНИЙ

У высших растений образование нового растения из части происходит иначе, чем у животных, у которых образуется новый индивид. Часть не завершается на срезанных концах и не меняет свою форму на форму нового растения, но листовые почки, присутствующие на части, начинают развиваться, особенно те, которые находятся ближе к дистальному концу части, как показано на [рис. 32, А](#), а корни появляются ближе к базальному концу части. Изменения, происходящие в отрезке, отличаются от тех, которые происходят у животных, но поскольку основное отличие заключается в развитии новой части вблизи конца, а не над концом, и поскольку в некоторых случаях новая часть может даже появляться в новой ткани, покрывающей конец, и, кроме того, поскольку этот процесс, по-видимому, включает в себя многие факторы, которые также присутствуют у животных, я считаю оправданным включить этот процесс у растений в общий термин «регенерация».

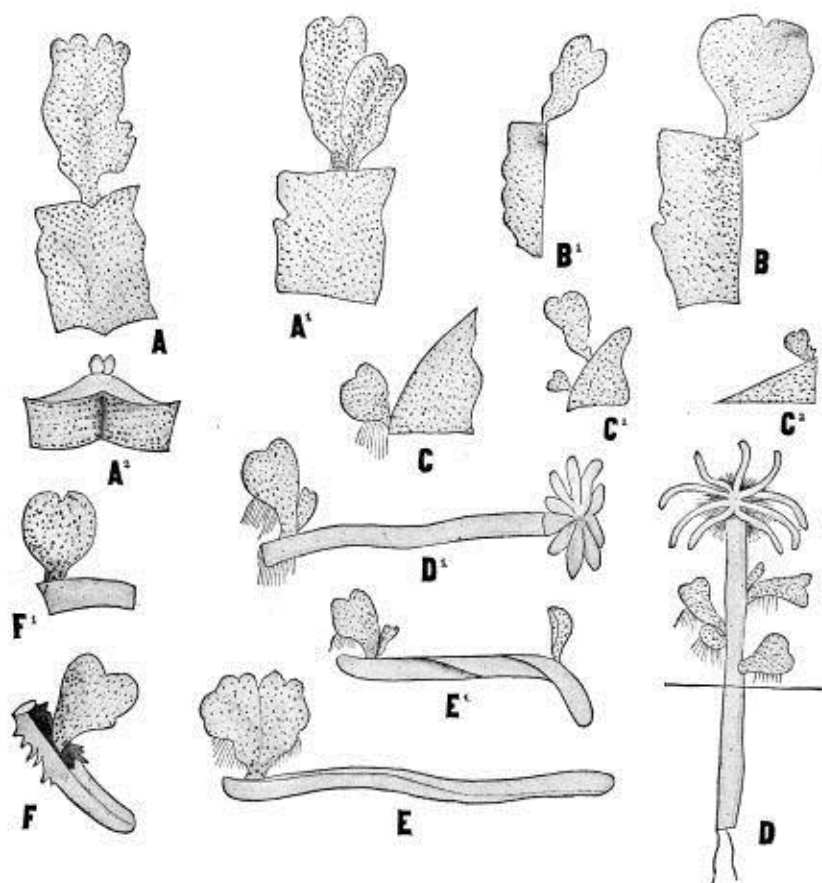


Рис. 9.—По Вёхтингу. А, А', А². Кусочки таллома *Lunularia communis*, регенерирующие на апикальном конце. В. Кусочек таллома, разрезанный пополам по средней линии. В'. То же самое, разрезанное по бокам от середины. С. Косой кусочек, простирающийся до средней линии. С', С². Косые кусочки, не простирающиеся до средней линии. D. Плодоносящий стебель, воткнутый в песок, производящий новый таллома над песком. D'. То же самое, уложенное горизонтально, регенерирующее у основания. E. То же самое с отрезанной плодоносящей головкой. Регенерирует у основания. E'. Скрученный кусочек, регенерирующий в двух точках. F. Кусочек луча головки, регенерирующий у основания. F'. То же самое с отрезанным дистальным концом луча. Также регенерирует у основания.

У низших растений, таких как мхи, печеночники, плесневые грибы и одноклеточные формы, также происходит регенерация. Фёхтинг показал, что кусочки любой части таллома печеночника ([8]) дают начало новым растениям. Если отрезать поперечный кусочек, то из середины переднего среза появляется небольшой отросток (), как показано на [рис. 9](#), А, А², который постепенно увеличивается, образуя новый таллома. Из рисунков видно, что не весь передний край растёт вперед, а новый таллом возникает из группы клеток на переднем крае или рядом с ним. Эти клетки являются наименее дифференцированными клетками в части и имеют более мягкие клеточные стенки, чем другие клетки.

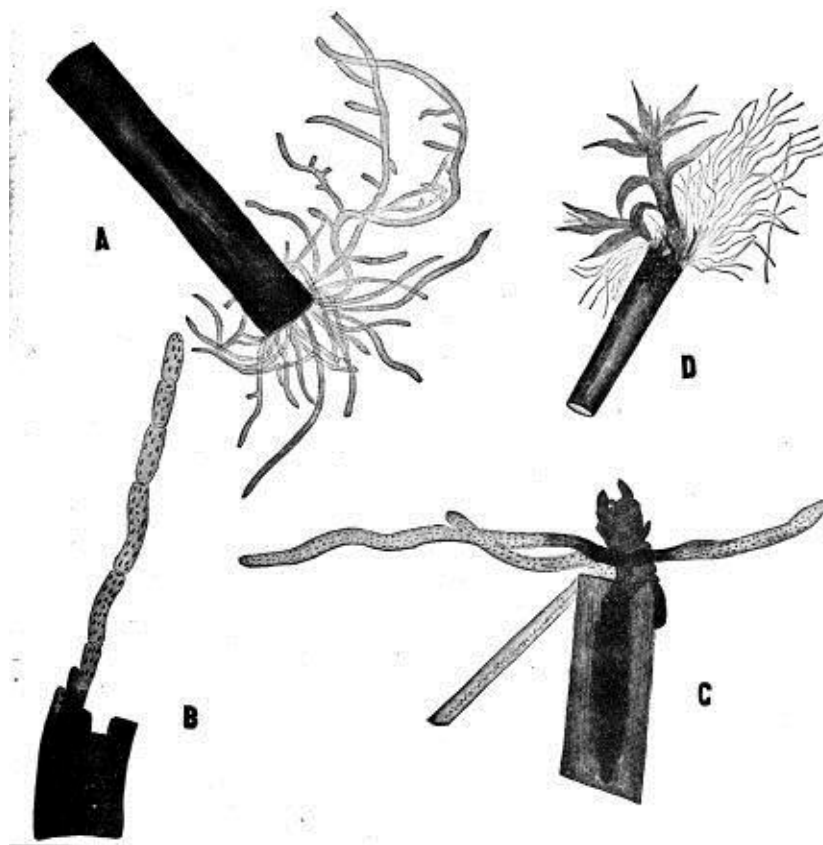


Рис. 10. — По Принсхайму. А. Кусок сета спорофора *Hypnum cupressiforme*, от которого отходят нити протонемы. В. Продольный срез куска сета спорофора *Bryum caespitosum*. С. Кусок того же самого *Hypnum cupressiforme*. Моховое растение, произрастающее из новой протонемы. D. Кусок того же самого *Hypnum serpens* с протонем и произрастающим из него моховым растением.

Прингсхайм показал, что если отрезать кусочек стебля спорангия некоторых мхов, на его концах появляются нитевидные отростки, похожие на протонему мха, и из этой протонемы могут возникнуть новые растения мха ([рис. 10](#), А, В, С, D).

Бразльфельд получил несколько похожий результат на одной из плесневых грибов, у которой кусочек стебля спорангия дает начало мицелию, из которого могут образоваться новые спорангии.

РЕГЕНЕРАЦИЯ У ЭМБРИОНОВ И ЯИЦ

Регенерация происходит не только у взрослых организмов, но и у эмбрионов и личинок многих животных. Часто утверждается, что способность к регенерации более развита у эмбрионов, чем у взрослых особей, но фактов, подтверждающих эту точку зрения, не так много. Один из немногих известных нам случаев такого рода — это нога лягушки, которая не регенерирует, в то время как нога головастика способна к регенерации.

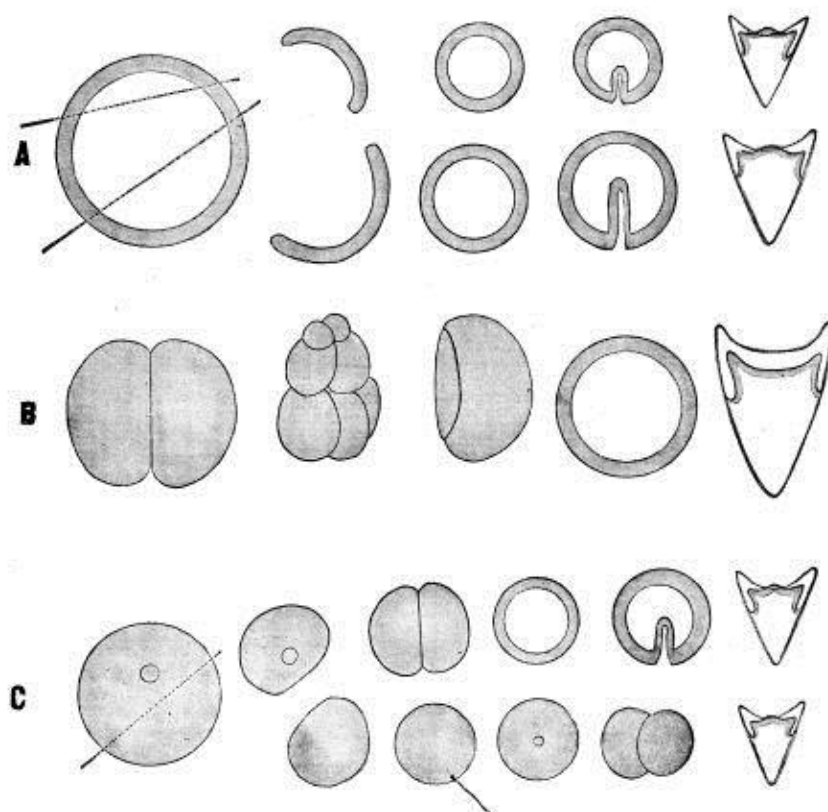


Рис. 11. — А. Бластула морского ежа. Пунктирные линии обозначают места, где были отрезаны кусочки. Справа показаны стадии развития этих кусочков. В. Двухклеточная стадия яйца морского ежа. Один бластомер изолирован. Его развитие показано на рисунках справа от В. С. Оплодотворенное, но несегментированное яйцо. Пунктирная линия указывает место, где оно было разрезано пополам. Верхний ряд рисунков справа показывает развитие фрагмента с ядром; нижний ряд показывает оплодотворение и развитие фрагмента без ядра.

Ранние стадии развития морского ежа или морской звезды можно использовать для иллюстрации способности эмбрионов к регенерации. Если полая бластула морского ежа разрезается на части (рис. 11, А), каждая часть, если она не слишком мала, может дать новую бластулу. Края части, расположенные по оси (), сходятся и срастаются так же, как закрывается часть гидры. Образуется новая полая сфера небольшого размера, которая затем проходит через последующие стадии развития, как и вся нормальная бластула.

Еще более ранние стадии развития морского ежа или морской звезды обладают способностью производить эмбрионы, если их разрезать на кусочки. Если сегментирующееся яйцо разделить на несколько частей, каждая часть будет продолжать развиваться. Даже первые две бластомеры или клетки, если их разделить, дадут каждая по целому эмбриону (рис. 11, В). Способность части к развитию не заканчивается даже на этом, поскольку, если неразделенное оплодотворенное яйцо разрезать на части, часть, содержащая ядро, будет сегментироваться и произведет целый эмбрион (рис. 11, С, верхний ряд). Если яйцеклетка разрезается на две или более частей до оплодотворения, а затем каждая часть оплодотворяется, было обнаружено, что не только фрагменты с ядром, но даже фрагменты без ядра (если в них проникает один сперматозоид) могут дать эмбрионы (рис. 11, С, нижний ряд).

Можно задаться вопросом, можно ли отнести развитие частей эмбриона или яйцеклетки в целый организм к категории регенеративных процессов. Конечно, между этими случаями и случаями со взрослыми формами есть определенные различия, но поскольку в обоих случаях есть много сходств и в обоих проявляются одни и те же факторы, мы не можем, по-моему, отказаться от рассмотрения всех результатов с общей точки зрения.

Наконец, существуют определенные нормальные изменения, которые происходят у животных и растений и не являются результатом повреждения организма, и они имеют много общего с процессами регенерации. Обычно их называют процессами физиологической регенерации. Ежегодная линька перьев птиц (), периодическая потеря и рост рогов оленей, разрушение клеток в разных частях тела после их активной работы в течение некоторого времени и их замена новыми клетками, потеря перистомы у простейших, стенторов и его обновление новым перистомом — все это примеры физиологической регенерации. Эта группа явлений также должна быть включена в термин «регенерация», поскольку она не отделена четко от тех случаев регенерации, которые включают регенерацию после травмы или потери части тела, и оба процесса, по-видимому, связаны с одними и теми же факторами.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТЕРМИНОВ

Старые авторы использовали такие термины, как «замена утраченных частей», «обновление органов» и «регенерация», для обозначения процессов, подобных описанным на предыдущих страницах. Термин «регенерация» долгое время использовался в общем смысле для обозначения всех подобных явлений, но среди современных авторов существуют разные мнения о том, что именно следует включать в этот термин, и возник вопрос о целесообразности применения новых названий для различных видов регенерации. Несомненно, для большей ясности целесообразно использовать разные термины для обозначения разных явлений, но я считаю, что в то же время необходимо иметь какой-то общий термин, охватывающий всю область, и слово «регенерация», которое уже находится в общем употреблении, кажется, лучше всего подходит для этой цели.

Ру (Roux)^[9] отмечает, что Трембли (Trembley), а позже Нуссбаум (Nussbaum) показали, что часть гидры регенерирует без образования нового материала. Ру добавляет, что, поскольку во время развития часть не получает питания, *регенерация* должна происходить за счет перегруппировки клеток, присутствующих в этой части.^[10] Это изменение может сопровождаться увеличением количества клеток в результате процесса деления, а может и не сопровождаться. В результате этого метода развития происходит повторная дифференцировка уже дифференцированных клеток. Ру указывает, что этот процесс регенерации очень похож на «постгенерацию» части бластулы эмбриона морского ежа, и делает вывод, что «регенерация может происходить полностью или в значительной степени за счет перегруппировки и повторной дифференцировки клеток без какого-либо или с очень небольшим размножением». У взрослых высших животных преобладает регенерация путем пролиферации, но перегруппировка и повторная дифференцировка клеток происходят во всех процессах регенерации, даже у высших позвоночных. Два вида регенерации, которые различает Ру, по его словам, являются по сути количественными.^[11]

Барфурт (^[12]) определил регенерацию как «замену организованного целого частью того же самого». Если часть дана природой, происходит процесс физиологической регенерации; если часть является результатом искусственного повреждения, процесс является патологической регенерацией. Барфурт включает в последнюю категорию производство нового, целого индивидуума из части, как у гидры; регенерацию путем пролиферации, как у дождевого червя; а также развитие частей яйца или эмбриона.

Определение регенерации Барфурта неудовлетворительно, поскольку яйцо само по себе является частью организма, которая образует новое целое, и этот вид развития, конечно, как он сам указывает, не должен включаться в термин «регенерация». Использование слова «замена» также не спасает определение, поскольку во многих случаях утраченная часть не заменяется. Использование слова «патологический» для отличия обычной регенерации от физиологической регенерации, на мой взгляд, также неудачно, поскольку оно подразумевает слишком многое. В этом процессе нет ничего обязательно патологического, особенно в таких случаях, как гидра или развитие части яйца, когда эта часть непосредственно превращается в новый организм. Кроме

того, в тех случаях, когда (как у некоторых кольчатых червей и планарий) новая голова формируется после или во время процесса естественного деления, мало что указывает на патологический процесс; и в этом случае регенерация происходит так же, как и после искусственного разреза.

Дриш в своей «Аналитической теории» утверждает, что Фраис и Барфурт установили, что во время регенерации каждый орган производит только себе подобное. Таким образом, Дриш определяет регенерацию как пробуждение тех факторов, которые посредством деления и роста вновь запускают элементарные процессы, прекратившие свое действие после завершения эмбрионального развития. Это регенерация в узком смысле, но Дриш также указывает, что это определение необходимо расширить, поскольку, когда, например, тритон регенерирует свою ногу, не только каждая ткань производит себе подобную, но позже происходит реконструкция и дифференциация, в результате чего формируются нога и стопа, а не просто культя, содержащая все типичные ткани. Дриш считает, что регенерация должна включать только те случаи, в которых *пролиферация* новой ткани предшествует развитию новой части, и предлагает использовать другие термины для таких случаев, как кусочки гидры, кусочки яйца и т. д., в которых изменение происходит в старой части без пролиферации новой ткани. Мне кажется неразумным сужать сферу применения слова «регенерация», как предлагает Дриш, поскольку это не соответствует историческому употреблению этого слова, и мы не можем провести какое-либо принципиальное различие между случаями, в которых происходит пролиферация, и случаями, в которых она не происходит. Как будет показано позже, факторы, присутствующие в обоих случаях, по-видимому, в значительной степени одинаковы, и хотя может быть удобно отнести к одной категории те случаи, в которых пролиферация предшествует образованию новых органов, а к другой — те случаи, в которых изменение происходит без пролиферации, тем не менее, поскольку это различие имеет второстепенное значение, необходимо иметь одно слово, которое бы охватывало обе группы случаев; и, на мой взгляд, пока не было предложено более подходящего слова, чем «регенерация».

Дриш использовал два других описательных термина. Слово «репарация» используется для описания развития гидранта трубчатых. В этом случае новый гидрант формируется из старой ткани на конце куска (рис. 20, А). Изменение, по-видимому, такое же, как и то, которое происходит в куске гидры и т. д. Слово «восстановление» не кажется мне очень подходящим для описания такого рода изменений или для четкого отделения их от тех случаев, когда животное *восстанавливается* путем добавления того, что было утрачено; но в последнем смысле Дриш не использует этот термин. Я не использовал это слово в общем смысле, за исключением случаев, когда оно применялось к работам Дриша.

Другой термин, «регуляция», используемый Ру (^[131]), а также Дришем и другими, применяется в некотором физиологическом смысле для обозначения *перестройки*, посредством которых реализуется или поддерживается типичная форма. По аналогии мы можем расширить использование этого слова, включив в него изменения, происходящие в новом материале, то есть размножающемся в формах, которые регенерируются этим методом. Дриш использует этот термин, «регуляция», для обозначения гораздо более общего класса явлений, чем те, которые включаются в термин «регенерация», например, регуляция метаболизма и адаптации и т. д. Одно из подразделений термина «регуляция» называется «реституция». Это слово также используется там, где я предпочел бы использовать слово «регенерация» в качестве общего термина, а слово «реорганизация» — при упоминании внутренних изменений, которые приводят к образованию типичной формы.

И Ру, и Дриш также говорят о «саморегуляции», под которой, как я полагаю, подразумеваются изменения, происходящие в результате перестройки самой части, а не вызванные внешними факторами. Выражение «саморегуляция», на мой взгляд, не очень удачное, поскольку все изменения в конечном итоге зависят от взаимосвязи между внутренними и внешними условиями.

Гертвиг^[14] определяет регенерацию как способность организма к восстановлению части тела. Он утверждает, что во всех случаях начало процесса одинаково, а именно появление небольшого выпячивания, состоящего из клеток, которое является зачатком новой части. Очевидно, что Гертвиг учитывал только одну сторону процесса. Те случаи, в которых происходит перестройка или реорганизация старой части, даже не рассматриваются.^[15] Гебель^[16] указывает, что у растений полностью сформированные клетки, как правило, неспособны к дальнейшему росту после того, как они однажды послужили основой для органа тела, но часто некоторые клетки могут оставаться в латентном состоянии и снова расти, когда межклеточные взаимодействия нарушаются. По его мнению, это имеет место в случае регенерации. Гебель говорит о регенерации с помощью придаточных почек в тех случаях, когда почки не существовали до удаления части. В тех случаях, когда почки существуют до удаления части, как в листьях асплениума, бегонии и т. д., развитие, по мнению Гебеля, не является результатом регенерации, а почки представляют собой стадию развития вида. Однако можно отметить, что, безусловно, примечательным фактом является то, что условия, приводящие к раскрытию существующей почки, часто совпадают с условиями, приводящими к развитию новой почки.

Предыдущее изложение достаточно для иллюстрации некоторых основных идей, которые существуют в отношении процесса регенерации. Поскольку за последние несколько лет появилось много новых фактов, не будет лишним указать, какие термины будут использоваться на следующих страницах для обозначения каждого вида процесса.

Слово «регенерация» в общем употреблении стало означать не только замену утраченной части, но и развитие нового, целого организма или даже части организма из части взрослого организма, эмбриона или яйца. Мы должны включить также те случаи, когда заменяемая часть меньше удаленной части или даже отличается по своему характеру.

В настоящее время известно два общих способа регенерации, хотя эти два процесса не являются четко разграниченными и могут даже сочетаться в одной форме. Чтобы широко различать эти два способа, я предлагаю называть те случаи регенерации, в которых пролиферация материала предшествует развитию новой части, «эпиморфозом». Другой способ, при котором часть непосредственно преобразуется в новый организм или часть организма без пролиферации на поверхности разреза, я предлагаю называть «морфоллексией».

Что касается формы новой части, можно использовать определенные термины, которые позволят нам кратко охарактеризовать различные классы. Когда новая часть похожа на удаленную или на часть удаленной, как в случае регенерации ноги или хвоста у тритона, процесс называется

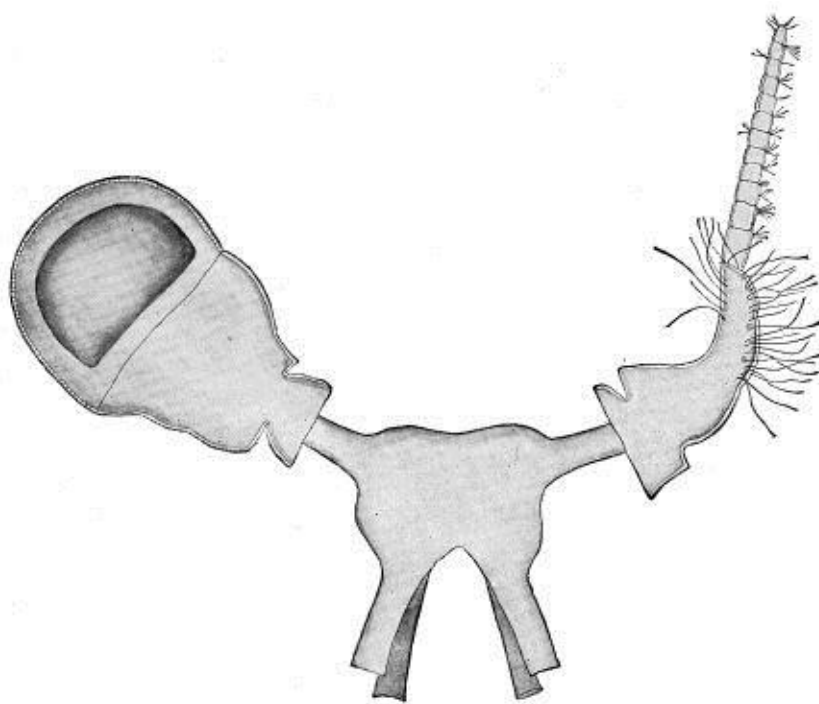


Рис. 12. — По Хербсту. Схема, показывающая мозг, глаз и «гетероморфную» антенну (вместо глаза с одной стороны) палемона. Животное прожило в темном аквариуме пять месяцев.

“гомоморфозис”.^[17] Под этим заголовком мы можем выделить два случая, в одном из которых вся утраченная часть заменяется сразу или позже — голоморфоз; в другом новая часть меньше удаленной — мероморфоз. Когда новая деталь отличается от удаленной, Леб назвал этот процесс “гетероморфозом”, но существует по крайней мере два разных типа процессов, которые подпадают под это определение. В одном случае новая часть не только отличается от удаленной, но и является органом, принадлежащим другой части тела (или она может быть непохожа на какой-либо орган тела). Это мы можем назвать “неоморфозом”. В качестве иллюстрации этого процесса можно привести развитие антенны, когда глаз краба или креветки отрезают у основания (рис. 12); а в качестве примера органа, отличающегося по виду от любого органа того же животного, можно привести случай с *Atyoida potimirum*, у которого новая нога не похожа ни на одну другую ногу на теле. Название “гетероморфоза” может быть сохранено для тех случаев, когда новая деталь является зеркальным отражением той детали, из которой она возникла, или, в более общем смысле, когда у новой детали оси поменялись местами по сравнению со старой деталью. В качестве примера этого можно привести развитие аборальной головки на заднем конце кусочка ножки *Tubularia* (рис. 15, Б) или развитие хвоста на переднем конце задней части дождевого червя (рис. 2).

Термин “физиологическая регенерация” я буду использовать в обычном смысле, чтобы включить такие изменения, как линька и замена перьев птиц, замена зубов и т.д., — изменения, которые являются частью жизненного цикла индивида. В некоторых случаях можно показать, что эти процессы тесно связаны с обычной регенерацией, например, когда выдернутое перо формируется заново, не дожидаясь следующего периода линьки, и формируется предположительно из того же зачатка, из которого образовалось бы новое перо в обычном процессе линьки.

Иногда бывает удобно противопоставить процесс физиологической регенерации всем другим видам. Использование термина “патологическая регенерация” для последнего представляется мне, как уже было сказано, неудовлетворительным. Два термина, предложенные Делажем,^[18] а именно. “регулярная регенерация” и “случайная регенерация” имеют определенные преимущества, хотя в

отношении самого процесса нет ничего случайного или, по крайней мере, случайного, поскольку он полностью регулярный, хотя и может произойти только после несчастного случая с животным. Термин “регулярная регенерация”, я думаю, более удовлетворителен, чем “физиологическая регенерация”, но последнее имеет то преимущество, что оно вошло в современное употребление. Для того, что известно как патологическая или случайная регенерация, я предлагаю термин “восстановительная регенерация”, и я буду продолжать использовать термин “физиологическая регенерация” в общепринятом понимании.

ГЛАВА II

ВНЕШНИЕ ФАКТОРЫ РЕГЕНЕРАЦИИ У ЖИВОТНЫХ

МЕЖДУ РАСТЕНИЕМ ИЛИ ЖИВОТНЫМ И ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДОЙ происходит постоянный обмен материалом и энергией, и на этот обмен могут влиять такие физические условия, как температура, свет, гравитация и т.д., Или такие химические условия, как состав атмосферы или воды, окружающей организм. Мы можем изучать процесс регенерации, либо поддерживая регенерирующий организм в тех же условиях, которым он подвержен в своей естественной среде, либо же мы можем изменить окружающие физические или химические условия. Таким образом, мы можем определить, насколько внешние изменения влияют на регенерацию и насколько она независима от них. Если изменение внешних условий приводит к определенному изменению регенерации, то новое условие называется внешним фактором регенерации.

ТЕМПЕРАТУРА

То, что на скорость, с которой происходит регенерация, может влиять температура, было показано Трамбле, Спалланцани, Бонне и многими более поздними авторами. Фактически, этот процесс настолько знаком каждому, кто изучал регенерацию, что обычно считается само собой разумеющимся, что это так.

В целом можно утверждать, что пределы температуры, при которых может происходить нормальный рост, представляют собой также пределы температуры для регенерации. Лилли и Ноултон ('97) определили пределы температуры, в пределах которой происходит регенерация у *Planaria torva*. Червя разрезали надвое поперек глотки, и регистрировали время, необходимое при различных температурах для образования новой головки на задней части. Было обнаружено, что самая низкая температура, при которой происходила регенерация, составляла 3 ° С. Из шести особей, содержащихся при этой температуре, только одна регенерировала вообще, и у этой особи глаза и мозг все еще были неполными через шесть месяцев. Было обнаружено, что оптимальной температурой или, по крайней мере, той, при которой регенерация происходит наиболее быстро, является 29,7 ° С. При этой температуре новая головка сформировалась за 46 дней. При температуре 31,5 ° С. регенерация происходила медленнее, для формирования новой головы требовалось 8,5 дней. При температуре 32 ° С. иногда происходила неполная регенерация, но смерть наступала примерно через шесть дней. При 33°С. регенерация была очень слабой, и животные погибали в течение трех дней. При 34°С и выше этой отметки регенерация не происходила, и вскоре наступала смерть.

У *Hydra viridis* Пиблз ('98) обнаружил, что регенерация происходит быстрее при 26 °-27 ° С, чем при 28°-30°С. При прежней температуре регенерация происходит через 48 часов. При хранении при температуре 12 ° С. кусочки могут регенерировать через 96 часов, но в данном случае не все кусочки регенерировали до 168 часов.

ВЛИЯНИЕ ПИЩИ НА РЕГЕНЕРАЦИЮ

Хотя рост животного или растения в большинстве случаев и, конечно, в определенных пределах напрямую связан с количеством доступной пищи, тем не менее у животного или части животного, полностью лишенной пищи, может происходить интенсивная регенерация. В этом случае материал для новой части получается из избытка материала в старой части, и не только избыток пищевого материала, но даже сама протоплазма, по-видимому, используется для снабжения новой части материалом. Связь между регенерацией и количеством пищи, присутствующей в старой части тела, хорошо показана экспериментами с планариями. Если планарию несколько месяцев содержать без пищи, она очень сильно уменьшится в размерах. Фактически, объем истощенного червя *Planaria lugubris* по сравнению с объемом полностью откормленной особи может составлять лишь одну тринадцатую от последнего (рис. 13, А, Б). Если оголодавшего червя разрезать на две части, каждый кусочек восстановится, хотя и менее быстро,

чем у хорошо откормленного червя. Новая деталь будет продолжать увеличиваться в размерах за счет старой детали, которая уже находится в запущенном состоянии. С другой стороны, избыток пищи не обязательно ускоряет регенерацию, поскольку, как показал Бардин ('01), черви, которые несколько дней были без пищи, могут регенерировать быстрее, чем черви, которых кормили непосредственно перед тем, как их разрезали на куски.

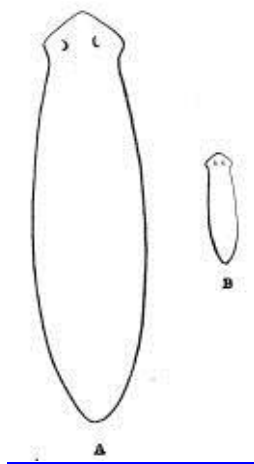


Рис. 13.— Нарисовано Н.М. Стивенсом. А. Крупная упитанная особь *Planaria lugubris*. В. То же самое после содержания без пищи в течение 4 месяцев. 13 дней. Оба выполнены в одном масштабе.

Рост новой части за счет старых тканей - явление величайшей важности, объяснение которого, я думаю, будет включать в себя самые фундаментальные вопросы, относящиеся к

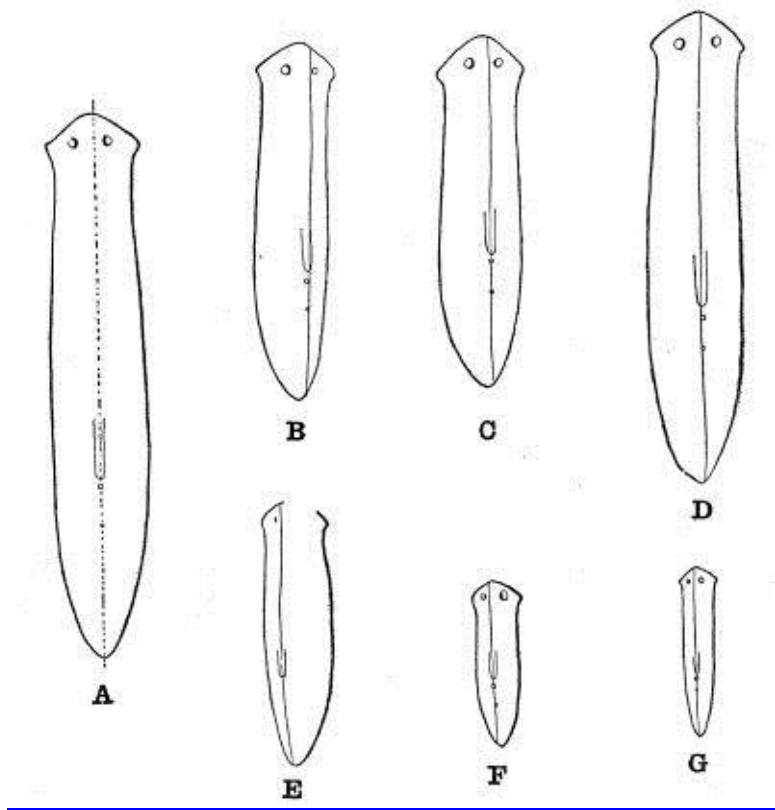


Рис. 13½.—*Planaria lugubris*. Пунктирная линия указывает, где червь был разрезан вдоль надвое. Три верхних рисунка показывают, как восстанавливается половинка, которую скормливают. Три нижние цифры показывают, что другая половина остается без еды.

рост. Результаты показывают, что рост связан со структурным фактором, а не является просто физиологическим явлением, хотя, несомненно, задействованы физиологические факторы. Но физиологические факторы, которые здесь действуют, по-видимому, отличаются от того, что обычно понимается; тот факт, что ткань, которая медленно умирает от голода, должна сокращаться еще больше и с более высокой скоростью, чтобы обеспечить материалом новую часть, безусловно, является замечательным явлением. В настоящее время мы не в состоянии предложить какое-либо объяснение, основанное на наблюдении или эксперименте, относительно того, как происходит перенос материала или как новой ткани удастся удерживать материал из других частей. В значительной степени защитить старую деталь можно, если обеспечить ее хорошее снабжение продуктами питания. Если хорошо откормленную планарию разрезать надвое по средней линии тела, как показано на [рис. 13½, A](#), то в течение пяти или шести дней после операции на стороне разреза каждого куска образуется новый материал, и на границе между старой и новой частями появляется новая глотка. Если один из кусочков кормить с интервалом, то обнаруживается, что новая часть растет быстрее, чем новая часть в куске без пищи. Старая ткань в обоих кусках несколько укоротилась после операции, а также несколько уменьшилась в размере, поскольку первый новый материал образовался вдоль стороны разреза, но в куске, который скормливают, старая половина снова начинает увеличиваться, пока не достигнет своего прежнего размера и может даже превзойти последний. Из этого куска получается крупный червь в натуральную величину, как показано на [рис. 13½, B, C, D](#). У недоеденного куска старая часть продолжает уменьшаться из-за недостатка пищи, а также из-за увеличения новой стороны. Это увеличение происходит очень медленно, но в конечном итоге может получиться маленький симметричный червяк, как показано на [рис. 13½, E, F, G](#). Будет видно, что истощенному кусочку необходимо производить относительно все меньше и меньше нового материала, чтобы стать симметричным, потому что по мере уменьшения количества старого материала глотка располагается ближе к средней линии.

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА РЕГЕНЕРАЦИЮ

Хотя было проведено несколько экспериментов для проверки влияния света на регенерацию, несомненно, что во многих случаях свет не оказывает никакого влияния на процесс, ни на качество, ни на количество результата. У одной из форм, канальцевого гидроида, *Eudendrium racetosum*, Лебом было показано, что регенерация гидранта происходит только тогда, когда животное подвергается воздействию света. Когда колонию эудендриумов приносят в лабораторию и помещают в аквариум, гидранты вскоре погибают; но если колонию содержать в освещенном аквариуме, новые гидранты регенерируют через несколько дней. С другой стороны, если колонию держать в темноте, новые гидранты не появляются; но если ее снова вывести на свет, гидранты появляются. В одном эксперименте одна партия кусочков хранилась при рассеянном дневном свете, а другая - в темноте. Первые произвели пятьдесят новых гидрантов за несколько дней; те, что находились в темноте, не произвели ни одного гидранта за семнадцать дней. Затем их извлекли на свет, и через несколько дней на каждом куске развилось несколько гидрантов.

Леб также испытал влияние разноцветного света на регенерацию эудендриума. Посуду с кусочками гидроида поместили в коробку, покрытую пластинами из цветного стекла. Кусочки, подвергнутые воздействию темно-красного и темно-синего света, дали следующие результаты. Старые гидранты, как это обычно бывает, впитывались в течение трех дней. Первые новые гидранты появились в голубом свете на четвертый день, и в течение следующих дней количество гидрантов в этой партии неуклонно увеличивалось. Через восемь дней после начала эксперимента под синим стеклом находилось восемьдесят гидрантов, но ни один не развился при красном освещении. На девятый день красное стекло было заменено темно-синим. Два дня спустя начали появляться гидранты, а на следующий день появилось тридцать два гидранта, а через несколько дней развилось еще целых шестьдесят.^[19] Леб пришел к выводу, что регенерация гидранта происходит только в более преломляемых (синих) лучах, в то время как менее преломляемые (красные) лучи действуют так же, как темнота.^[20] Этот гидроид - пока единственное найденное

животное, у которого показано влияние света на регенерацию, и интересно обнаружить, что это одно из немногих известных животных, у которых свет оказывает влияние на рост, если гелиотропизм, или поворот гидранта к свету, рассматривается как феномен роста.

Существует еще одна серия экспериментов, проведенных для проверки влияния света на регенерацию, которые, однако, дали отрицательные результаты. Хербст заметил, что когда глаз некоторых ракообразных^[21] отрезается, иногда восстанавливается глаз, а иногда и антенна. Несколько человек, у которых были удалены глаза, содержались на свету, а другие - в темноте, чтобы увидеть, является ли наличие или отсутствие света фактором, определяющим вид происходящей регенерации. Было обнаружено, что у такого же количества людей регенерировали глаза в темноте, как и на свету. Позже Хербст и я, независимо друг от друга, обнаружили, что, когда отрезается только конец глазного стебля, глаз регенерирует, но когда глазной стебель обрезаются у основания, регенерируется антенна. Таким образом, разница в результате не имеет никакой связи с наличием или отсутствием света.

ГРАВИТАЦИЯ

Единственный известный случай среди животных, при котором на регенерацию влияет действие силы тяжести,^[22] - это случай гидроида *Antennularia antennina*. Этот гидроид живет прикрепленным ко дну моря на глубине нескольких метров под поверхностью. Гидроид состоит из единственного вертикального центрального стержня, или оси, с двумя или четырьмя рядами боковых ветвей, вдоль которых возникают гидранты (рис. 14, А). Стебель прикреплен так называемыми столонами, или корнями. Леб показал, что при нормальном росте на свободном конце гидроид проявляет заметные геотропические изменения. Если, например, стебель наклонен в одну сторону, то новый рост, который происходит на вершине стебля, направляет новую часть вверх в вертикальном направлении.

Если отрезать кусочки от стебля усиков и подвесить в

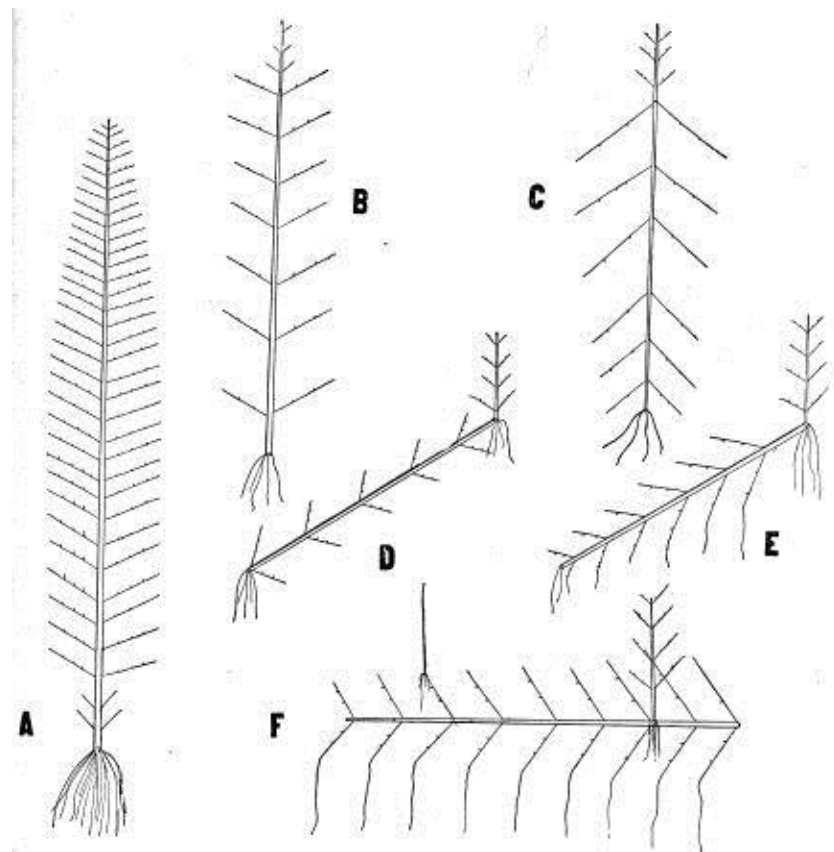


РИС. 14.— После Леба. Нормальный стебель *Antennularia antennina*. В. Часть, регенерирующая в вертикальном, нормальном положении. С. Часть, регенерирующая в перевернутом положении. D. Часть, регенерирующая в наклонном, вертикальном положении. E. Часть, регенерирующая в наклонном, перевернутом положении. F. Часть, регенерирующая в горизонтальном положении.

вода, регенерация происходит на срезанных концах. Если кусок подвешивают верхушечным концом вверх (рис. 14, B), на верхнем срезанном конце развивается новый стебель, а на нижнем - новые корни. Если кусок подвешен базальным концом вверх (рис. 14, C), на его верхнем (базальном) конце образуется новый стебель с ветвями, также наклоненными вверх, как показано на рисунке. Корни появляются на нижнем (верхушечном) конце. Поскольку гравитация - единственная сила, действующая в вертикальном направлении в условиях эксперимента, Леб пришел к выводу, что она играет важную роль в определении вида происходящей регенерации. Его действие таково, что новый стебель развивается из верхнего срезаемого конца, а корни - из нижнего, независимо от того, является ли верхний конец базальным или апикальным концом заготовки. По словам Леба, аналогичные результаты также получаются, если куски подвешены наклонно. У куска такого сорта обнаружено, что новые побеги возникают вдоль верхней поверхности старого стебля, а корни - с нижней поверхности, а также с нижнего срезаемого конца (рис. 14, D, E). Если часть стебля положить горизонтально на дно аквариума, ветви, которые отходят от нижней поверхности стебля, начинают расти вниз своими концами, и там, где они соприкасаются с твердым телом, они прикрепляются к нему, показывая таким образом, что это настоящие корни (рис. 14, F). Один или несколько стеблей могут подниматься с верхней стороны главного стебля. Эти стебли растут вертикально вверх и дают боковые ответвления. Только в одном случае из одной из вертикальных ветвей возник новый стебель или структура, подобная стеблю, как показано слева на рис. 14, F.

Леб обнаружил также, что можно изменить характер роста верхушки нормального стебля и превратить его в корень. Длинный кусок гидроида был отрезан и подвешен вертикально базальным концом вверх. С верхнего конца начал расти новый стебель, а затем весь кусок перевернули так, чтобы новый стебель был направлен вниз. При этих обстоятельствах молодой

стебель не изогнулся и не начал расти вверх, как это могло бы сделать молодое растение, но он перестал расти как стебель, и на его вершине развился один или несколько корней. Леб заключает: “Я не могу представить, каким образом определяется место формирования органов у усиков в связи с ориентацией животного, кроме как с помощью силы тяжести”.

Реакция антеннулярий на действие силы тяжести, я думаю, убедительно продемонстрирована результатами Леба, но то, что это явление может быть осложнено другими факторами, показано, я думаю, следующими экспериментами. Дриш обнаружил, что если отрезать кусочки усиков и поместить их между горизонтальными пластинками так, чтобы оба конца были свободны, корни образуются из базального конца.^[23] Если обрезать прикорневой конец с его новыми корнями, могут появиться новые корни, но иногда и тонкий стебель. Если конец снова отрезать, может появиться более крупный стебель, а также один или два корня, и если операцию повторить снова, образуется только стебель. Фактор, вызывающий это изменение, не показан экспериментом. Деталь все это время находилась в горизонтальном положении. Апикальный конец в большинстве случаев отмирал, не давая корней, но не указано, появляются ли корни на стебле между стеклянными пластинками. Если они развиваются, то могут повлиять на результат, как, кажется, показывают некоторые проведенные мной эксперименты.

В моих экспериментах, проведенных в другое время года, отличное от того, в которое проводились эксперименты Леба, кусочки стебля подвешивали вертикально, некоторые верхушечным концом вверх, другие прикорневым концом вверх. Почти во всех случаях корни формировались как верхним, так и нижним концами. В нескольких случаях, когда апикальный конец был направлен вверх, на этом конце развился новый стебель. Куски, подвешенные в горизонтальном положении, также давали корни на обоих концах. После удаления концов с их новыми корнями из кусков, подвешенных вертикально, я обнаружил, что корни снова появлялись на обоих концах почти в каждом случае. Разница между этими результатами и результатами Леба может быть обусловлена временем года, в которое проводились эксперименты, или, возможно, каким-то другим отличием, но результаты показывают, что реакция на гравитацию не всегда столь постоянна, как показывают результаты Леба.

В нескольких случаях в моих экспериментах базальный конец гидроида оставляли прикрепленным к стеблю, на котором он вырос, и кусочек помещали в тот же аквариум, который использовался для предыдущих экспериментов. У тех кусков, которые лежали на дне аквариума, при этом стебель стоял вертикально, на верхнем конце появился новый побег, а не новые корни. Другие кусочки подвешивали над водой аквариума ножкой вниз, а прикорневым прикрепленным концом вверх. У этих кусочков не было ни ножки, ни корней на верхушечном конце. Результаты показывают, что наличие корней на одном конце оказывает влияние на регенерацию на другом конце. То же самое было показано в одном случае, когда короткий кусочек опустил на дно тарелки и, пустив корни на своем прикорневом конце, закрепился: из верхушечного конца вырос стебель.

Ряд других экспериментов, которые я провел, в ходе которых кусочки усиков прикрепляли к вращающемуся колесу, дали отрицательные результаты, поскольку на кусочках не появилось ни корней, ни стеблей. Трение концов детали о воду при вращении колеса или же взбалтывание воды, скорее всего, предотвратили регенерацию.

Как гравитация действует на усики, пока не определено. Единственное предположение, которое мы можем предложить в настоящее время, заключается в том, что это приводит к перестройке более легких и тяжелых частей тканей. Перестройка такого рода была продемонстрирована при переворачивании яйцеклетки лягушки, и в результате происходят определенные изменения в развитии, которые будут описаны в другой главе.

ЭФФЕКТ КОНТАКТА

Лебом было показано, что контакт вновь формирующейся детали с твердым телом, по крайней мере в нескольких случаях, является фактором регенерации. Если отрезать кусочек от стебля

канальцевого гидроида *Tubularia mesembryanthemum* держать кусочек так, чтобы его базальный конец соприкасался с твердым телом, на этом конце развивается корень. Если кусочек удерживать в аналогичном положении, но так, чтобы его апикальный конец соприкасался с твердым телом, из этого конца не развивается корень. Очевидно, что развитие корня в этой форме также связано с внутренним фактором; но что в действительности в этом случае имеет место реакция, а не просто развитие корня на прикорневом конце, показывает следующий эксперимент: если отрезать кусочек от стебля и повесить его так, чтобы оба конца были окружены водой — не имеет значения, вертикальный это кусочек или горизонтальный, — гидрант развивается сначала на верхушечном конце, а затем еще один на прикорневом (рис. 15, Б). Когда апикальный конец куска втыкают в песок, оставляя свободным базальный конец, на последнем развивается гидрант, но не на конце в песке.

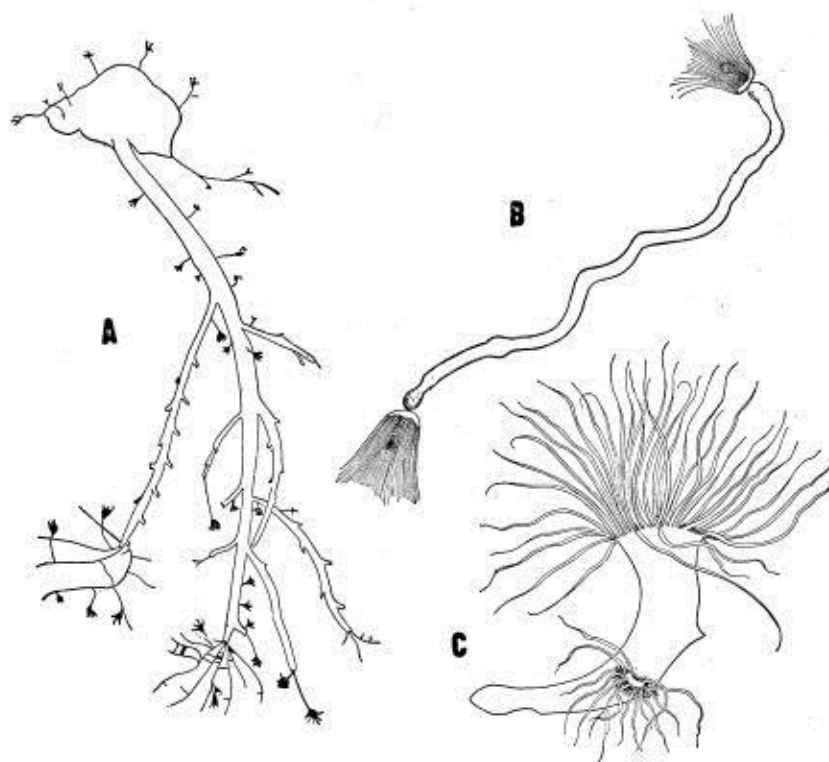


Рис. 15.—По Леб. А. Кусочек стебля маргелиса кладут на блюдо. Корни отходят там, где стебель касается тарелки, и полипы в других местах. В. Часть стебля tubularia, образующая гидрант на каждом конце. С. *Cerianthus membranaceus*. Кусочек разрезают со стороны, образующей щупальца только на оральной стороне разреза.

У другого гидроида, *Margarelia carolinensis*, изученного Лебом, эффект контакта легче продемонстрировать. Если ветку маргелиса опустить в посуду с водой и не допускать никаких движений, части, соприкасающиеся с посудой, пустят корни, которые прикрепятся сами собой. Даже верхушечный конец стебля может вырасти в виде корня, как показано на рис. 15, А. Те части ветви, которые не соприкасаются с какими-либо твердыми предметами, дают начало новым гидрантам. Другой гидроид, *Pennaria tiarella*, также демонстрирует, по словам Леба, такую же реакцию на контакт. В этой связи интересно обнаружить, что растущий гидрант пеннании, если его привести в соприкосновение с твердым телом, отворачивается от области контакта и изгибается под прямым углом к телу, которого он касается. Мы снова обнаруживаем, что фактор, влияющий на рост животного, оказывает аналогичное влияние и на регенерацию.

Леб обнаружил, что если отрезать кусочки гидроида *Campanularia* и поместить в посуду, наполненную морской водой, все гидранты, которые касаются дна посуды, впиваются и превращаются в субстанцию стебля. Носарка может выползти из ножки везде, где она соприкасается со стеклом, и образовывать столоны, которые дают начало новым полипам на их

верхней поверхности. Леб показывает, что рост происходит на конце столона, который выступает из перисарки, и эта растущая область тянет за собой остальную часть носарка. Если вдоль старого фрагмента появляется новый гидрант, конусная дуга притягивается к гидранту.

ВЛИЯНИЕ ХИМИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ

Температура, свет, гравитация и контакт являются наиболее известными видами внешних физических факторов, оказывающих непосредственное влияние на рост организмов. Пища, хотя и поступает извне, все же действует только после того, как она попала в организм. На организмы, обитающие в воде, могут влиять количество и виды солей, содержащихся в воде, а также растворенные газы. Единственные эксперименты, которые были проведены, чтобы показать влияние этого последнего класса агентов на животных, - это эксперименты Леба. Он поместил кусочки стебля тубулярии в морскую воду разной степени концентрации. Через восемь дней были измерены куски, на которых тем временем образовались гидранты. Было обнаружено, что максимальный рост в длину происходит не в обычной морской воде, а в сильно разбавленном растворе. Леб интерпретирует этот результат как означающий, что клетки канальцев должны обладать определенной набухаемостью, чтобы расти, и это возможно до тех пор, пока концентрация не превысит определенный предел. Этот предел достигается добавлением 1,6 грамма хлорида натрия на каждые 100 мл морской воды. С уменьшением концентрации клетки становятся более набухшими, максимальная точка соответствует максимальному объему роста. Предполагается, что ниже этой точки раствор будет действовать как яд. Наиболее важным результатом этого эксперимента является то, что максимальный рост происходит не в морской воде, в которой животное привыкло жить, а в гораздо более разбавленном растворе. Обычная морская вода содержит около 3,8% солей; максимальный рост происходит в растворе, содержащем всего 2,2%. В последнем варианте больше не только длина стебля, но и толщина стебля. Ножка становится меньше в растворе, содержащем больше соли, чем в обычной морской воде.

В этих решениях есть еще один вариант, который Леб принимает во внимание. С увеличением концентрации раствора его способность поглощать кислород уменьшается, но разница слишком незначительна, чтобы повлиять на основной результат.

Не только количество солей в растворе влияет на осмотическое состояние клеток, но и соли играют важную роль в метаболизме животного. В результате серии экспериментов, подробности которых здесь могут быть опущены, Леб показал, что регенерация канальцев происходит только при наличии солей калия и магния. Необходимо очень мало соли калия, слишком много замедляет регенерацию и еще больше препятствует ей.

Кроме того, в морской воде должно быть растворено определенное количество кислорода, чтобы могла происходить регенерация. Если отрезать кусочек стебля тубулярии и один конец просунуть в маленькую трубочку, которая плотно прилегает к стеблю, и если затем трубочку воткнуть в песок на дне аквариума, гидрант вырастет только на свободном конце кусочка, а на конце в трубке его нет. Результат, по-видимому, связан с недостатком кислорода. Если затем извлечь кусочек из пробирки, на конце, который был в пробирке, может появиться гидрант.

Другой эксперимент показывает тот же результат еще более четко. Если кусок стебля свободно подвешен в воде, так что его нижний конец почти соприкасается с поверхностью песка, но не совсем касается ее, регенерация на нижнем конце не происходит. Леб интерпретирует этот результат как результат недостатка кислорода в воде у поверхности песка. [\[24\]](#)

ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ

В связи с действием внешних факторов на регенерацию очевидно, что в некоторых случаях они сами по себе могут не быть необходимыми для роста новой детали, однако, когда происходит рост, они могут определять, какого рода деталь будет получена. Например, если сила тяжести определяет вид регенерации у усиков, возможно, что если бы регенерирующий элемент был помещен на вращающееся колесо, у него все равно мог бы образоваться новый стебель на верхушечном конце и корни на нижнем конце. В эксперименте подобного рода, который я провел,

кусочки, правда, вообще не восстанавливались, но это, вероятно, было связано не с изменением положения относительно силы тяжести, а с перемешиванием воды или с трением режущего конца о воду. Также возможно, что в этой форме крепление детали на одном конце может быть фактором, который может уравновесить действие силы тяжести. Другие факторы, такие как пища, температура или кислород, по-видимому, определяют не вид получаемого продукта, а только скорость, с которой происходят изменения. Соли в растворе, по-видимому, также влияют на скорость и степень нового роста, но, возможно, могут быть обнаружены и другие случаи, в которых соли также могут влиять на тип регенерации.

Важно установить, что те животные, на рост и регенерацию которых влияют такие внешние факторы, как свет, гравитация и контакт, являются прикрепленными животными, которые находятся в постоянной связи с этими физическими агентами. Они составляют лишь очень малую часть от всего числа животных, у которых происходит регенерация. Животные, которые постоянно перемещаются, как правило, не подвергаются влиянию силы тяжести и контакта во время своего роста и регенерации, и в естественных условиях они всегда меняют свое положение по отношению к этим воздействиям. Температура, пища и вещества в растворе действуют одинаково как на фиксированные, так и на свободные формы, и, по-видимому, эти агенты оказывают на них одинаковое влияние. Наиболее важный факт, который был обнаружен в связи с влиянием внешних факторов на регенерацию, заключается в том, что те же самые факторы, которые влияют на нормальный рост организма, точно так же влияют и на регенерацию.

До сих пор анализ внешних факторов, влияющих на рост, для животных проведен не так полно, как для растений, особенно в тех случаях, когда результат определяется несколькими факторами одновременно. Изучение факторов, влияющих на регенерацию у растений, будет проведено в следующей главе. Однако сначала будут рассмотрены внутренние факторы регенерации у животных.

ГЛАВА III

ВНУТРЕННИЕ ФАКТОРЫ РЕГЕНЕРАЦИИ У ЖИВОТНЫХ

В ПРЕДЫДУЩЕЙ ГЛАВЕ БЫЛИ ПРИВЕДЕНЫ сравнительно немногие случаи у животных, в которых было показано, что на регенерацию влияют внешние факторы. Во всех других известных случаях факторы являются внутренними. Под этим подразумевается, что мы не можем проследить какую-либо прямую связь между результатом и любым из известных внешних агентов, которые, как было показано в других случаях, оказывают влияние на регенерацию. Конечно, должны присутствовать определенные внешние условия, такие как подача кислорода, определенная температура, в некоторых случаях влажность и т.д., Для продолжения процесса, но они не влияют на вид регенерации и необходимы для всех частей одинаково.

ПОЛЯРНОСТЬ И ГЕТЕРОМОРФОЗИС

Трембли, Спалланцани и Боннет знали, что, как правило, на конце куска животного, у которого была отрезана голова, развивается новая голова, а из задней поверхности куска регенерируется новая задняя часть. Оллман был первым, кто дал название “полярность” этому явлению. [\[25\]](#)

У некоторых животных регенерация происходит легче с одного конца, чем с другого, одного и того же разреза, и это различие, по-видимому, связано с видом новой части, подлежащей регенерации, а не с фактической способностью к регенерации самой области. Например, если отрезать короткий кусочек от переднего конца дождевого червя, новый передний конец быстро регенерируется из передней поверхности среза задней части, но регенерации не происходит или только по прошествии длительного времени с задней поверхности среза передней части. Эти соотношения меняются на противоположные, если отрезать задний конец червя. Из задней поверхности разреза переднего фрагмента очень быстро регенерируется новый задний конец, но регенерации с передней поверхности разреза заднего фрагмента не происходит или только по прошествии длительного времени. Новые структуры, которые развиваются по прошествии длительного времени на задней поверхности короткого переднего фрагмента и из

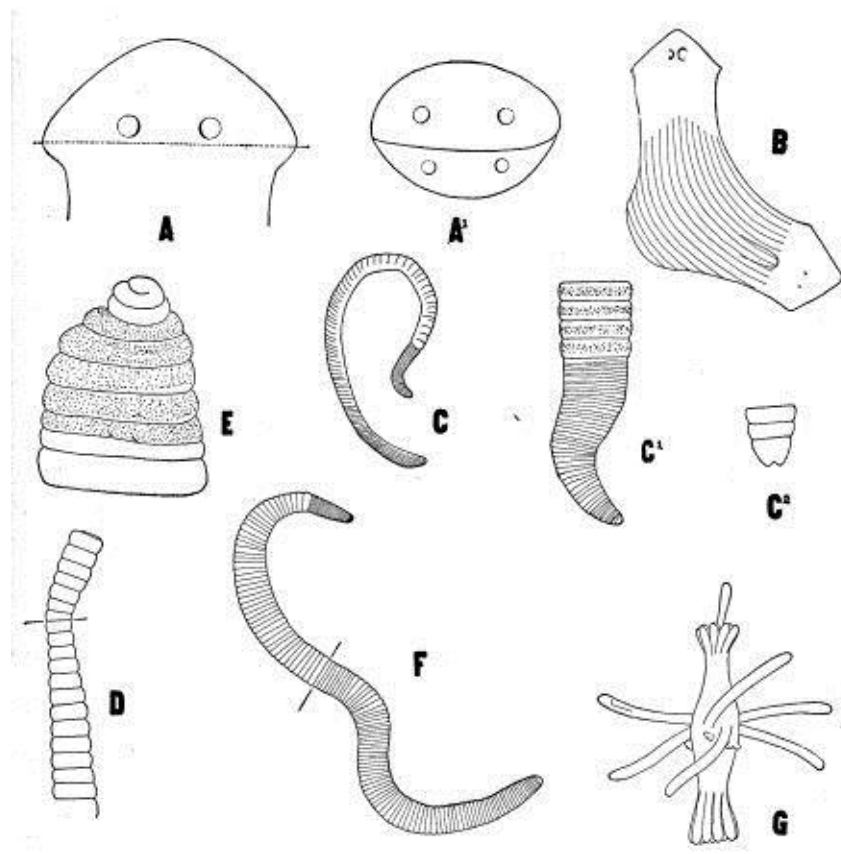


Рис. 16.—А. Головка *Planaria lugubris* с линией, указывающей уровень, на котором был срезан А1. А1. Головка последней, регенирующая новую головку на заднем конце. В. Часть *P. maculata*, регенирующая головку на каждом конце. С. Задний конец *Allolobophora fætida*, регенирующий новый хвост на переднем конце. С1. Увеличенный передний конец последней с новым хвостом. С2. Кончик нового хвоста. D. Передний конец одной особи *A. fætida*, привитый к переднему концу другого червя, оставляющий открытым задний конец кусочка. Это начало восстанавливаться. E. После Хейзена. Аналогичный эксперимент, в котором новая головка регенировалась на заднем конце привитого фрагмента. F. Две более длинные части *A. fætida*, соединенные передними концами. Впоследствии один конец был отрезан и регенирован новый хвост. G. Конец развивающегося фрагмента *Tubularia mesembryanthemum*, который был отрезан; на своем проксимальном конце он регенировал еще один хоботок.

передняя поверхность короткого заднего куса соответствует другой части червя, отличной от той, которая, как ожидается, разовьется, если принять во внимание полярность куса. Еще одна перевернутая головка развивается на задней поверхности разреза передней части куса, а еще один хвостик - на переднем конце задней части куса. Полярность новой части в этом случае обратная по сравнению с полярностью куса, из которого она возникла. У дождевого червя наблюдается заметная задержка в регенерации этих гетероморфных частей. Даже у тубулярий, в которых имеет место гетероморфоз, обычно наблюдается задержка в двадцать четыре часа в формировании перевернутой головки. У *Planaria lugubris*, у которой развивается перевернутая головка, если отрезать кусочек с переднего конца сразу за глазами, задержка в формировании перевернутой головки очень незначительна, если вообще есть какая-либо задержка.

У дождевого червя и планарии образование перевернутых структур, по-видимому, связано с частью тела, через которую производится разрез, и обусловлено внутренними факторами. Возникает вопрос, может ли наличие определенных органов на открытой поверхности объяснить такой результат. Вполне возможно, что если такие органы присутствуют и производят новые клетки, которые входят в новую часть, присутствие таких клеток может быть фактором, определяющим, какой станет новая часть; и, как следствие, полярность части может быть обратной. Например, наличие разрезанного конца пищевода или глотки на задней поверхности передней части дождевого червя может определять, что на разрезанном конце развивается новая глотка, а это, в свою очередь, может воздействовать на остальные новые ткани таким образом, что

формируется голова, а не хвост. Когда отрезается задняя часть, наличие желудочно-кишечного тракта на конце среза может повлиять на новую часть, так что образуется хвост. Однако можно показать, что новая голова может возникнуть на переднем конце куска, содержащего только желудочно-кишечный тракт, как это иногда происходит, когда червя разрезают надвое перед серединой; и не исключено, что хвост может образоваться из заднего конца куска, содержащего старый пищевод и, возможно, даже старую глотку. У планарий я специально исследовал этот момент, но я еще не обнаружил, что результат может быть отнесен к поверхности разреза, проходящей через какой-либо конкретный орган, или к отсутствию каких-либо органов на конце разреза.

Если вместо того, чтобы относить результат к какому-либо одному органу, мы предположим, что ткани вблизи концов срезов специализированы таким образом, что они могут производить только себе подобные, и что общая сумма тканей такого рода, составляющих новую часть, определяет результат, мы можем только предположить, что это может быть так, но в настоящее время мы не можем показать, что это так, или что результат может быть достигнут таким образом.

Мы могли бы обратиться к гипотезе формообразующих веществ и предположить, что определенные вещества присутствуют в голове, а другие - в хвосте, причем такого рода, что они определяют вид дифференцировки новой части; но эта точка зрения также встречает серьезные возражения. Во-первых, это дает только видимость объяснения, потому что предполагает как то, что такие материалы присутствуют, так и то, что они могут привести к тому результату, который подлежит объяснению. До тех пор, пока такие вещества не будут найдены и пока не будет показано, что такого рода действия возможны, гипотеза о веществе ничего не добавляет к самим фактам и может отвлекать внимание от реального решения проблемы.

Боннет, который первым предложил гипотезу о специфических веществах, пошел дальше и предположил также, что они движутся в теле в определенных направлениях, при этом вещество головы течет вперед, а вещество хвоста - назад. Необходимо было предположить определенные движения материала, чтобы объяснить развитие головки на переднем конце куска и хвоста на заднем конце. В случаях гетероморфоза, подобного описанному выше, эти вещества, если бы они приводили к результатам, должны были бы двигаться в *противоположных* направлениях от тех, которые предполагаются в гипотезе; или же та часть гипотезы, которая постулирует движение веществ, должна быть отброшена, а на ее место должна быть заменена идеей об избыточном количестве таких веществ в концах, объясняющих гетероморфозу. Гипотеза, которая должна быть изменена таким фундаментальным образом, чтобы объяснить оба класса фактов, не может быть подвергнута очень серьезному рассмотрению. Из этих возможных способов, с помощью которых была предпринята попытка объяснить феномен гетероморфоза, первый предложенный кажется мне более простым и вероятным, но какие органы следует возложить на результат, в настоящее время сказать невозможно. Тот факт, что и Бардин, и я получили гетероморфозис у планарий в других областях, отличных от головы, указывает, по крайней мере, на то, что развитие могут вызывать другие факторы, помимо присутствия тканей головы или веществ головы, и если удастся выяснить, что приводит к результату в областях, удаленных от головы, мы сможем объяснить результат в области головы таким же образом, хотя, конечно, может оказаться, что один и тот же результат может быть вызван разными факторами, когда внутренние условия несколько отличаются.



Рис. 17.- После Фойгта. Плоскостопие с тремя косыми разрезами сбоку. При самом переднем разрезе (с левой стороны), направленном вперед, образовался хвост. При разрезе с правой стороны, направленном назад, образовалась голова. Самый задний разрез (левая сторона) образовал голову с глоткой, а также хвостоподобный вырост.

Другое явление, связанное с полярностью кусочка, демонстрирует *Cerianthus membranaceus*. Когда с боковой стороны тела вырезается треугольный кусочек, вокруг нижнего края разреза появляется полукруг из щупалец, как показано на [рис. 15](#), С. Наличие свободного дистального края на нижней стороне отверстия является достаточным стимулом для развития щупалец.

Несколько аналогичный результат получается, когда делается разрез на боковой части тела планарии. Боковая головка может вырасти из переднего края поверхности разреза, как показано на [рис. 17](#).

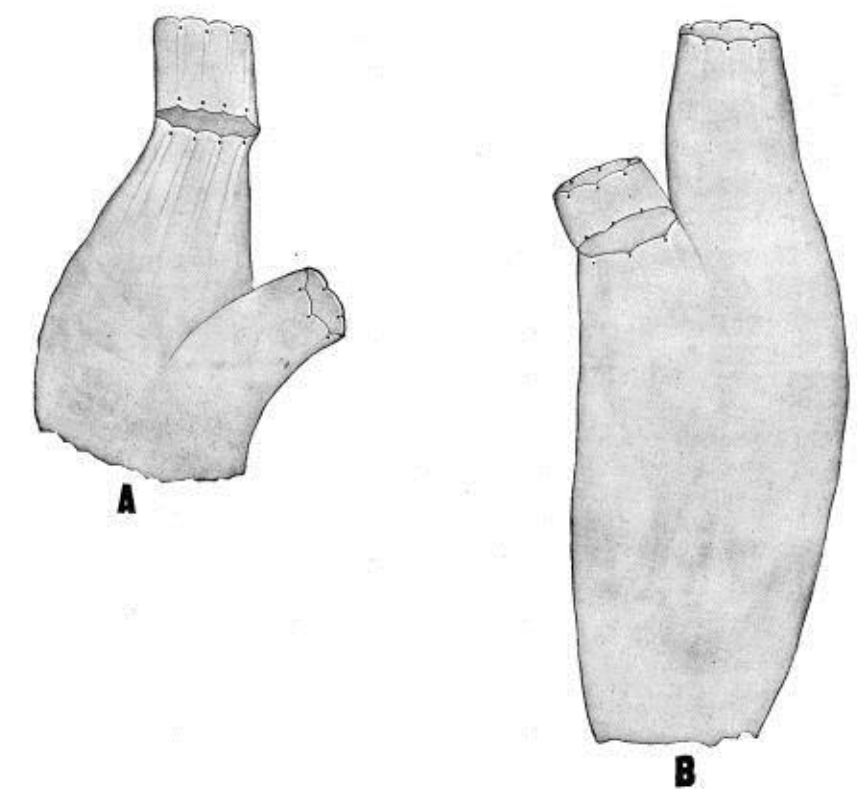


Рис. 18.—А. В честь Леба. Передний конец *Ciona intestinalis* с частично отсеченным ротовым сифоном. Глазные крапинки регенерируют как по оральному, так и по аборальному краю. Б. То же самое (после Т. Н. М.), показывая аналогичный результат при осмотре сифона.

Лебом было показано, что если частично отрезать входящий сифон у асцидии *Ciona intestinalis*, то по краю разреза образуются новые глазные крапинки, как показано на [рис. 18, А](#). Я повторил этот эксперимент и получил тот же результат, и обнаружил, как и Леб, что то же самое справедливо и для выходящего сифона ([рис. 18, Б](#)). В этих случаях новые глаза появляются как на переднем, так и на заднем краях разреза. Скорее всего, результат связан с внешним раздражителем, а не с внутренним. Это может быть справедливо и для цериантуса, но, вероятно, не для планарии.

ЛАТЕРАЛЬНАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ

Поскольку наиболее известные случаи регенерации - это те, которые происходят на переднем и заднем концах, мы вполне естественно приходим к мысли о полярности как о явлении, связанном только с длинной осью животного; но есть также много случаев боковой регенерации, в которых может быть показана аналогичная связь. В таком случае, как регенерация ноги саламандры или краба, мы находим примеры боковой регенерации, но поскольку развитие происходит в направлении длинной оси ноги, полярность ноги можно рассматривать как замену полярности тела. Однако у других животных регенерация происходит строго латерально. Я обнаружил, что если передний конец дождевого червя или даже *lumbriculus* разрезать вдоль пополам, а затем удалить одну из половинок, недостающая половина заменяется половиной, оставшейся прикрепленной к остальной части червя. Трембли разделил гидру вдоль на две части, и каждую часть согнул внутрь, чтобы получилось новое трубчатое тело. Бикфорд, Дриш и я получили аналогичные результаты с кусочками стебля тубулярии.

У планарий, имеющих плоское, широкое тело, легко происходит латеральная регенерация. Если червя разрезать надвое по средней линии тела ([рис. 13½, А](#)), каждая половинка восстанавливает недостающую половину. Это вызвано развитием новой ткани вдоль стороны разреза и распространением в новую часть выростов из пищеварительного тракта. Латеральная регенерация также происходит, если червя разрезать вдоль на две неравные части. В этом случае больший кусок производит новый материал со стороны разреза, и в эту новую часть отходят ветви старого пищеварительного тракта. Меньший кусочек также производит новый материал вдоль стороны разреза, вдоль линии между старой и новой тканями появляется новая глотка, а из остатков старой формируется новый пищеварительный тракт ([рис. 19, а, b, c](#)). Из сросшейся части вырастают новые ветви, переходящие в новые ткани сбоку. Новый червяк, который вырастает из куска, ширина которого составляет менее половины ширины старого червяка, примерно такой же ширины, как отрезанный кусок, поскольку то, что получается со стороны разреза, теряется в старой части. Кусок теряет в длине также во время регенерации. Если нового червя подкармливать, он увеличивается в размерах, увеличиваясь в ширину как со старой, так и с новой стороны, и со временем становится взрослым симметричным червем.

При формировании новой части в этих случаях латеральной регенерации нетрудно понять, как некоторые из старых органов, например пищеварительный тракт, врастают латерально в новую часть; но труднее увидеть, как заново формируются продольные органы, такие как нервный канатик и половые протоки. Бардин, который исследовал развитие нового нервного канатика в боковых частях, считает, что новый нервный канатик растет назад в новой части из мозга, который развивается на переднем конце, либо из старого мозга, если он или какая-либо его часть осталась, либо из нового мозга, который развивается из переднего конца бокового канатика, присутствующего в части. Он не разглядел, что происходит в кусках, разрезанных так далеко в одну сторону, что в куске нет ни одного старого спинного мозга; но я могу утверждать, что новый мозг развивается даже тогда, когда нет ни одного бокового спинного мозга.

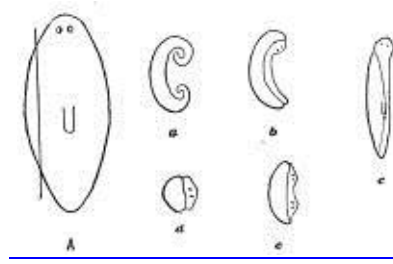


Рис. 19.— Показано, как отрезается кусочек сбоку от *желтой планарии*. *а, б, в*. Регенерация последней. *г*. Регенерация одной головки сбоку. *е*. Регенерация двух головок сбоку.

Образование новой головки из кусочков, срезанных с одной стороны от старой срединной линии, представляет некоторый интерес. Сбоку от планарии может быть вырезан кусочек такой формы, что у него вообще не будет передней поверхности ([рис. 19, А](#)); однако на переднем конце нового материала, который появляется сбоку, развивается головка. Сначала он стоит сбоку, позже принимает переднее положение. В этом случае осевая структура возникает в боковом положении, если только мы не рассматриваем новую головку как возникающую на переднем конце новой детали, а не сбоку от старой, но нет никаких доказательств в пользу такой интерпретации, поскольку головка возникает одновременно с остальным новым материалом сбоку. В небольшом куске весь новый материал сбоку может быть использован для формирования новой головки ([рис. 19, d](#)). Иногда образуются две головки ([рис. 19, e](#)).

РЕГЕНЕРАЦИЯ С НАКЛОННОЙ ПОВЕРХНОСТИ

Существуют также определенные важные факты, связанные с регенерацией с наклонной поверхности. Первый случай подобного рода был описан Барфуртом. Он обнаружил, что если хвост головастика обрезать наискось, как показано на [рис. 20, Б](#), то развивающийся новый хвост сначала располагается под прямым углом к наклонной поверхности. Угол, который образует новый хвостовик по отношению к оси старого хвостовика, будет пропорционален наклону поверхности разреза. Хорда, которая занимает центр нового хвоста, начинается в конце старой хорды и простирается до кончика нового хвоста, разделяя его на те же пропорциональные части, что и хорда нормального хвоста. Другие органы занимают соответствующие положения. По мере того, как новый хвост становится больше, он медленно поворачивается в соответствии со старой частью. Этот феномен регенерации с наклонной поверхности был обнаружен у ряда других форм. Это было описано Хешелером и мной самим

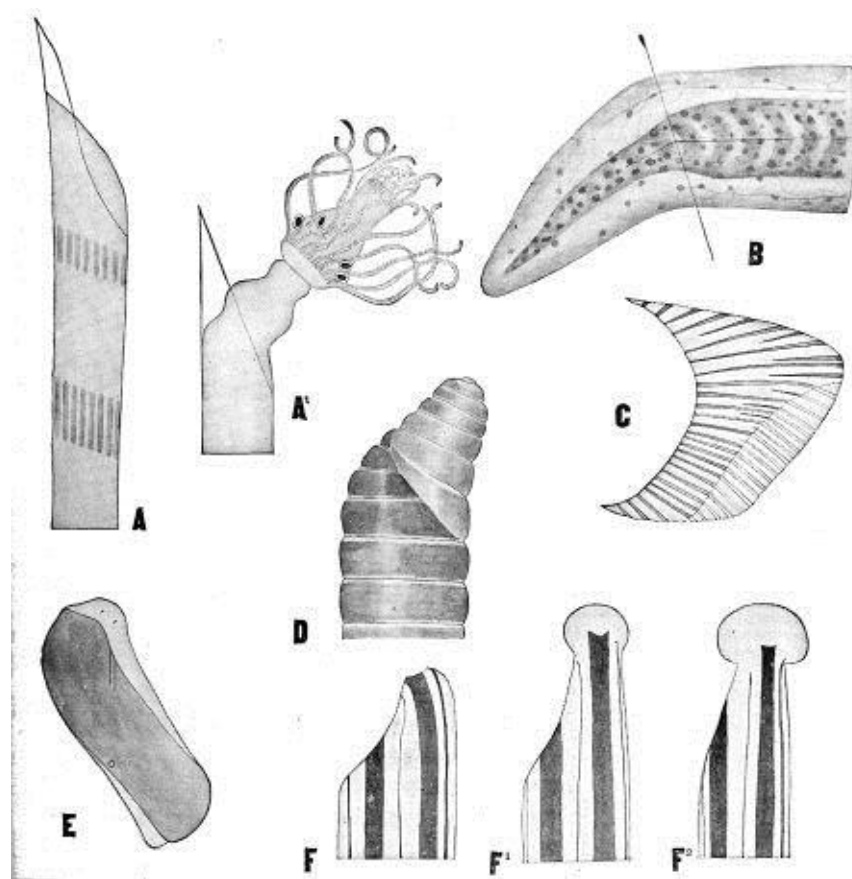


Рис. 20.—A, A1. После высушивания. A. Кусочек стебля тубулярии отрезают наискось, показывая косое расположение щупалец. A1. То же самое, более поздняя стадия. B. После Барфурта. Хвост головастика регенерируется с наклонной поверхности. C. Хвост глазного дна регенерируется с наклонной поверхности. D. В честь Хешелера. Передний конец аллолобофоры, регенерирующий с косой поверхности. E. Кусочек планарии, отрезанный двумя косыми надрезами, регенерирующий новые голову и хвост. F, F1, F2. Три стадии развития новой головки (кусочка бипалиума) на переднем конце косой поверхности.

у дождевых червей (рис. 20, D), как на переднем, так и на заднем концах. Я показал, что это также происходит в хвосте телеостийской рыбы фундулус (рис. 20, C), и предложил следующее объяснение этого явления. Новый материал, который укладывается первым, в определенной степени безразличен к своим осям. Затем формируется симметричная структура со старым краем в качестве основы. Средняя точка режущей кромки, соединенная со средней точкой внешней поверхности новой кромки, задает ось симметрии нового хвостовика. Остальные области занимают соответствующие положения. В хвосте головастика положение новой хорды определяется концом среза старой хорды и средней, внешней точкой нового материала, и поскольку новый материал сначала равномерно развит вдоль края среза или, по крайней мере, симметрично развит, новый хвост должен располагаться под прямым углом к краю среза. Это объяснение, я думаю, охватит все случаи регенерации с наклонной поверхности. Оно предполагает закон симметрии в новом материале, который соответствует наблюдаемому положению, в котором появляется новая структура. Гипотеза не претендует на объяснение того, почему новые структуры *должны* занимать симметричное положение, но, учитывая, что они это делают, следует наблюдаемый результат.

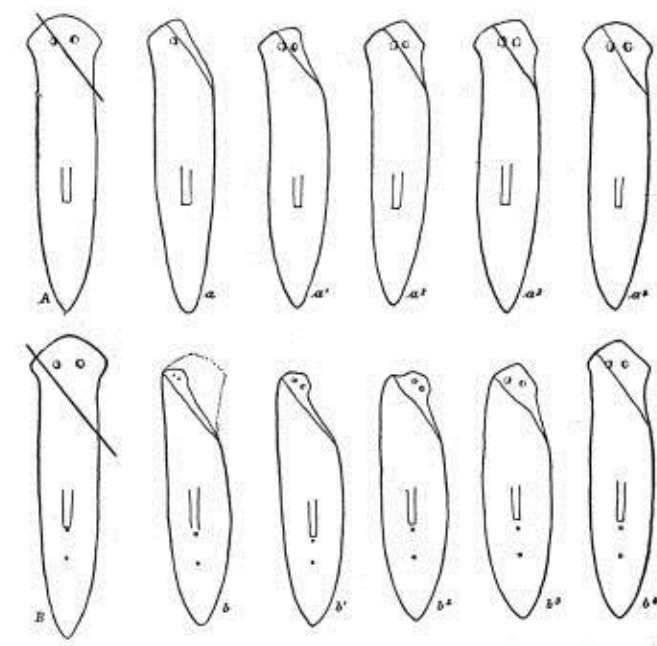


Рис. 21.Планария лугубрис. Верхний ряд. А. Часть головки отрезать наискось; $a-a^4$. Регенерация новой головки. Нижний ряд. В. Больше головки отрезать наискось; $b-b^4$. Регенерация того же самого.

Существуют определенные особенности, связанные с регенерацией с наклонной поверхности у планарий, которые могут быть рассмотрены в этой связи. Если червяка разрезать пополам с помощью косого разреза, как показано косой линией на [рис. 21](#), В, новая головка, которая появляется на передней поверхности разреза задней части куска, появляется с одной стороны, а не в середине наклонной поверхности ([рис. 21](#), В, В). Новая головка расположена под прямым углом к режущей поверхности. Передняя часть червя образует новый хвост сбоку от задней поверхности разреза, таким же образом, как хвост сформирован на [рис. 20](#), Е. Хвост также располагается под прямым углом к поверхности разреза. Новая глотка, которая развивается в куске такого рода, появляется в середине задней поверхности разреза, между старой и новой частями. В новой части она может проходить несколько наклонно и указывать в сторону нового хвоста.

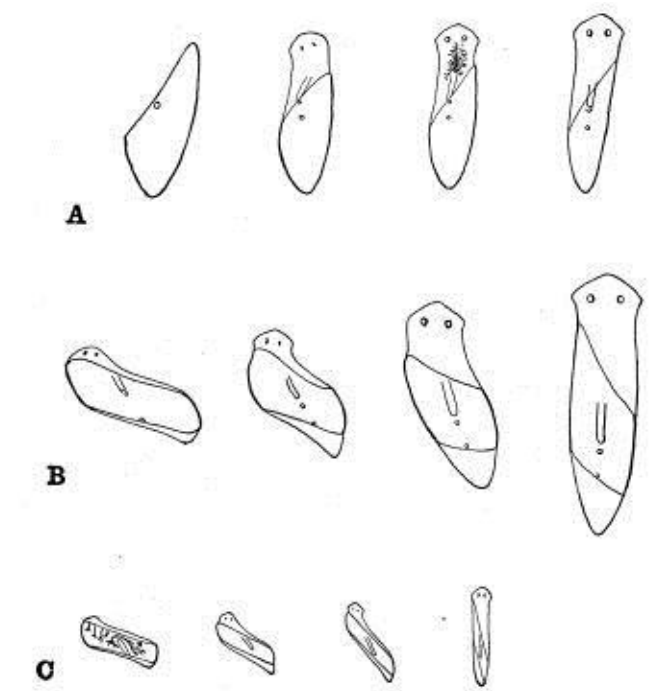


Рис. 22.—Два верхних ряда *Planaria lugubris*. Нижний ряд *Planaria maculata*. Верхний ряд. Хвостовую часть отрезают наискось перед генитальной порой. Рисунки показывают способ регенерации. Средний ряд. Часть, включая старую глотку, отрезана двумя поперечными разрезами, регенерируя голову и хвост. Нижний ряд. Отрезанный последним кусочек, восстанавливающий голову и хвост.

Если отрезать кусок от передней части червя двумя косыми и параллельными надрезами, новая голова появится на одной стороне передней поверхности надреза, а новый хвост - на другой стороне задней поверхности надреза. Новая глотка появляется в новом материале задней части по средней линии. Таким образом, средние линии новой головы, хвоста и глотки находятся в разных положениях, однако впоследствии эти части сводятся к одной линии. Это достигается за счет того, что голова больше вытягивается вперед и становится шире, хвост отходит назад и также становится шире. Одновременно старая часть становится уже. Эти три изменения, происходящие одновременно, приводят к появлению нового симметричного червя. У одной формы, *Planaria lugubris*, симметричная форма достигается в основном за счет роста вперед и увеличения головы, а также роста назад и увеличения хвоста (рис. 22, В). У *Planaria maculata* старая часть смещается, так что она образует новую срединную линию, соединяющую срединную линию новой головы и нового хвоста. Это лучше всего видно, когда фрагмент включает старую глотку (рис. 22, С). Глотка также смещена, так что ее передний конец направлен в сторону, на которой лежит новая голова, а задний - в сторону нового хвоста. В результате образуется новый симметричный червь, как показано серией рисунков на рис. 22, С. У *Planaria maculata* изменения происходят в основном в старой части, и старый материал распространяется по всей длине нового червя. У *Planaria lugubris* изменения происходят в основном в новых частях (рис. 22, В). Общий метод достижения симметрии у последних видов лучше всего можно продемонстрировать, разрезав червя надвое косым надрезом прямо перед генитальной порой (рис. 22, А). Задняя часть образует новую головку сбоку, и вдоль границы между новой и старой частями появляется новая глотка, как показано на этих рисунках. Его задний конец касается средней линии старой части, и от этой точки он проходит наискось через новую ткань к середине новой головки. По мере регенерации новая головка продвигается дальше вперед, она становится больше, и основная область нового роста, как показано на рисунке, находится с левой стороны новой части. В результате этих изменений новая головка поворачивается вперед и оказывается ближе к средней линии старой части. Глотка также больше направлена вперед, и, наконец, по мере увеличения новых частей получается симметричная форма. Внутренние факторы, которые участвуют в развитии этих наклонных частей, очень трудно проанализировать. Положение новых головы и хвоста с одной стороны режущей кромки - самое трудное для объяснения явление из всех. Я думаю, мы можем с уверенностью рассматривать первый новый материал, который распространяется вдоль режущей кромки, как тотипотентный, и наша особая проблема сводится к выяснению того, какой фактор или факторы определяют, что новая головка должна сформироваться на самом переднем конце нового материала, а новый хвост - на самом заднем конце. Если мы предположим, что результат каким-то образом связан с влиянием старой части на новую, и что это влияние такого рода, что более передняя часть старой ткани определяет, что одна сторона головки должна находиться у самого переднего края, мы получим по крайней мере формальное объяснение положения головки сбоку. Учитывая положение новой головки, закрепленной с одной стороны, ее ширина будет определяться максимально возможной шириной для формирования новой головки. Отчасти это тоже предположение, но в его пользу говорят, по крайней мере, определенные общие факты наблюдения. Наклонное положение новой головы является результатом ее симметричного развития в новом материале точно так же, как положение хвоста рыбы или головастика является результатом симметричного формирования нового хвоста на наклонной поверхности. Последующие изменения, посредством которых развивается симметричный червь, являются результатом разной скорости роста в разных частях тела. В этой связи наиболее важным фактом является то, что рост происходит наиболее быстро там, где он приведет к появлению новой формы. Эта проблема, которая является одной из наиболее фундаментальных в связи с

феноменами развития и возрождения, будет более полно рассмотрена в одной из последующих глав.

В приведенной выше попытке дать анализ формирования головки сбоку от наклонной поверхности был сделан ряд предположений. Я думаю, можно показать, что эти предположения не совсем произвольны, но имеют определенное количество доказательств в их пользу. Предполагается, что новый материал, который появляется впервые, является тотипотентным в том смысле, что любая его часть может образовать любую часть структуры, которая развивается из этого материала. То, что это возможно, показано следующим экспериментом. Если от червяка отрезать поперечину, а затем разделить вдоль на половинки, то у каждой половинки на переднем крае образуется новая головка. Этот результат показывает, по крайней мере, что из ткани, лежащей справа или слева от средней линии, может образоваться новый материал, из которого может развиться целая головка. Сначала новая головка располагается не так, чтобы ее средняя ось совпадала с серединой старой заготовки, *т.е.* Она располагается не прямо на переднем конце половинки заготовки, а больше к внутренней стороне заготовки. Может показаться, что старая часть оказывает достаточное влияние на новую часть, чтобы сместить ось последней к старой средней линии, но, хотя некоторое такое влияние может присутствовать, вполне вероятно, что положение головы частично является результатом другого фактора, а именно. наличие на внутренней стороне изделия неразвитой новой стороны, с чем также связано объяснение меньшего развития внутренней стороны головки.

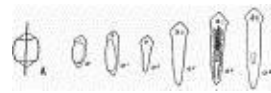


Рис. 23.—*Planaria maculata*. А. Поперечину, дать ей восстановиться, затем разрезать вдоль пополам, как указано линией. *a-a*⁵. Регенерация левой половины.

Если от червя отрезать поперечную часть и хранить до тех пор, пока на передней и задней поверхностях среза не появится небольшое количество новой ткани, а затем разделить кусок надвое вдоль, то из каждого куска вырастет новая головка из нового материала на передней поверхности. Результат показывает, что новый материал поначалу является тотипотентным в том смысле, что из него все еще может получаться одна или несколько головок в зависимости от условий. Конечно, возможно, что формирование новой головы началось во время эксперимента, но если это и произошло, то развитие не зашло так далеко, чтобы новое устройство было невозможно. Если, однако, кусок не разрезается вдоль непосредственно перед формированием головки (рис. 23, А), то из каждой половинки сначала получается половинка головки, которая позже завершается со стороны разреза.

Другой эксперимент еще более удовлетворительно показывает, что материал над передней режущей кромкой может образовывать одну или несколько новых головок в зависимости от условий, и что результат не связан с областью, из которой получен новый материал. Если отрезать передний конец планарии, а затем удалить продолговатый кусочек из середины червя, как показано на рис. 24, А, то, если не допустить срачивания боковых частей по средней линии, будет обнаружено, что на переднем конце каждой части развивается новая головка, как показано на рис. 24, с, с1. Если, с другой стороны, две стороны сближаются и сливаются по средней линии, как показано на рис. 24, а, b, то новый материал, который появляется над их передними концами, становится непрерывным и образует единую головку. В этом случае, хотя средняя часть старой ткани была удалена, развивается единственная головка, которая является нормальной во всех отношениях, и глаза расположены не ближе друг к другу, чем при наличии средней части, как при регенерации с передней поперечной поверхности.

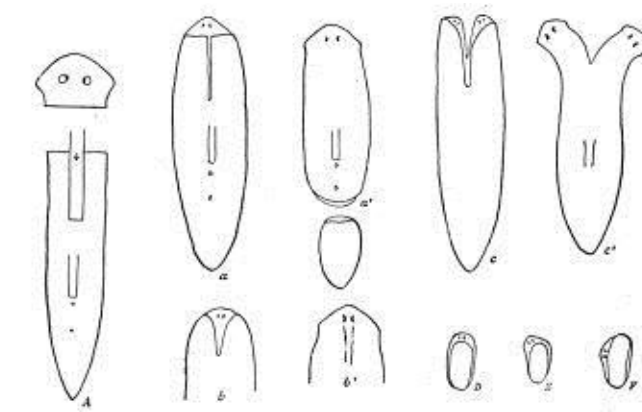


Рис. 24.—*Planaria lugubris*. А. Показано, где кусочек, 4, был удален из середины червя. а, b. Регенерация единственной головки. с, с1. Регенерация двух головок. d, E, F. Регенерация небольшого куса, 4, который был вырезан.

Предположение о том, что боковое положение головки на наклонной поверхности связано с более передней областью старого материала, которая находится с этой стороны, может быть сделано, по крайней мере, более понятным с помощью следующего эксперимента: если головку планарии отрезать наклонно, как показано на рис. 21, Б, так что одно из “ушей” остается с одной стороны, новая головка возникает сбоку в соединении с частью старой головы, которая находится с этой стороны. Новая головка не проходит по всей поверхности разреза, которая, конечно, длиннее, чем была бы при поперечном разрезе, а располагается с одной стороны, как в других

только что описанных случаях. В этом случае мы можем видеть, что если новая головка не может из-за определенных условий распространяться по всей поверхности разреза, то одна ее сторона может определяться наличием части старой головки, и это влияние может быть сильнее любого другого, которое могло бы привести к расположению новой головки по исходной средней линии. Если мы предположим, что аналогичные условия преобладают во всех случаях, когда у этих червей присутствуют наклонные поверхности, мы получим формальное решение задачи. Аргумент не может быть убедительным, если мы не сможем дать дальнейшее объяснение природы того влияния, которое старая часть оказывает на новую.

В других случаях, например, при регенерации из наклонной поверхности хвоста головастика и рыбы, мы должны предположить, что фактор, определяющий середину новой части, оказывает более сильное влияние на новый материал, чем самая задняя часть старой ткани.

Влияние наклонной поверхности среза на положение новых деталей по-другому проявляется у водорослей *tubularia*. Условия в этом случае иные, поскольку срезаемого конца не происходит разрастания, но старая часть образует новый гидрант. Дриш обнаружил, что если ножку *tubularia* разрезать надвое наклонно, то новые щупальца, которые развиваются в виде двух колец вокруг трубки возле ее срезанного конца, располагаются наклонно на ножке, ^[26] как показано на [рис. 20, А](#). В большинстве случаев как дистальный, так и проксимальный круги щупалец лежат наклонно к длинной оси ножки, но результат имеет некоторую вариабельность. , и иногда та или иная окружность, особенно ближняя, может располагаться прямо, хотя, как правило, можно увидеть влияние наклонного среза. Я думаю, можно показать, что наклонное расположение колец щупалец у *tubularia* является результатом факторов, отличных от тех, которые обнаруживаются при регенерации хвоста головастика и головы и хвоста планарии. Дриш предположил, что расстояние колец-щупалец от срезанного конца является результатом некоего “регулирования”, которое определяет их положение на заданном расстоянии от области, на которой окружающая вода воздействует на открытый конец. Следовательно, если открытая поверхность наклонная, кольца также будут сформированы в наклонном положении. С другой стороны, я предположил, что мы можем представить, что регулирование является результатом других факторов. В начале развития, и до появления щупалец, происходит отторжение ткани от срезаемого конца, что оставляет область, из которой развивается хоботок, довольно тонкой. Если этот материал удаляется с одинаковой скоростью и на одинаковое расстояние во всех точках от конца куса, как показывают наблюдения, и если, как, по-видимому, также верно, внешний конец дистального кольца щупалец находится на внутреннем конце области хоботка, то он тоже примет наклонное положение, если конец среза наклонный. Если мы представим себе аналогичную серию правил, действующих на протяжении всего произведения, мы сможем объяснить результаты. Согласно этой гипотезе, воздействие воды на свободный конец не обязательно должно влиять на результат, но наклонный конец сам по себе достаточен для определения серии правил или соотношений масс, которые приводят к укладке наклонного гидранта.

Когда гидрант выступает из стебля, он принимает наклонное положение, как показано на [рис. 20, А1](#). Дриш предположил, что наклонное положение гидранта обусловлено наклонной зоной, которая развивается позади гидранта, но результат лучше всего можно объяснить, как, по-видимому, показывают некоторые другие проведенные мной эксперименты, отрицательным тигмотропизмом гидранта в то время, когда он выступает из старого перисарка. Он отворачивается от выступающей стороны наклонного конца перисарки, как и от любого твердого тела, с которым он соприкасается. То, что это так, лучше всего показать, разделив стебель вдоль на половинки. В этом случае, хотя два круга щупалец могут располагаться прямо ([рис. 25, А](#)), новый гидрант выступает под прямым углом к старой перисарке, как показано на [рис. 25, Б](#).

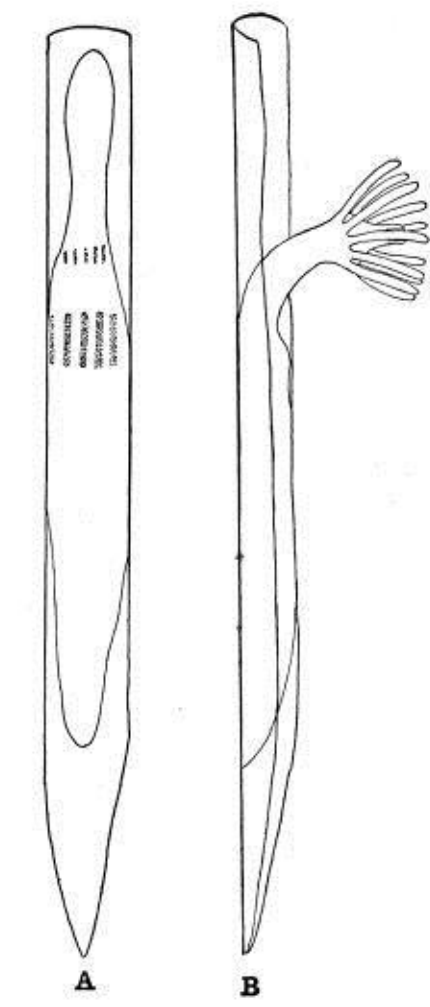


Рис. 25.— Кусочек стебля *Tubularia mesembryanthemum*, разделенный вдоль надвое. Образование цельного гидранта, который отвернулся от контакта со старым перисарком.

ВЛИЯНИЕ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ НА ПОВЕРХНОСТИ РАЗРЕЗА НА НОВУЮ СТРУКТУРУ

В нескольких случаях было обнаружено, что присутствие определенных органов на открытой поверхности необходимо для того, чтобы могла произойти регенерация. Следующий эксперимент, который я недавно провел, показывает, например, влияние нервного канатика на регенерирующую часть. У земляногочервя отрезают несколько передних сегментов, как показано на рисунке слева на [рис. 26](#), а затем вырезают кусок срединно-вентральной стенки тела червя, вместе с куском удаляется часть вентрального нервного канатика. Края разреза сходятся вдоль срединно-вентральной линии и сливаются, закрывая рану. В результате операции на переднем конце червя остается обнаженная поверхность разреза, на которой присутствуют все внутренние органы, за исключением нервной системы. Передний конец заживает со временем, но я не наблюдал развития новой головки на этом уровне, хотя открытый конец находится в области, в которой при обычных обстоятельствах новая головка легко регенерируется. В нескольких случаях новая головка развивалась в том месте, где находится обрезанный конец нервной системы, *т.е.* на уровне В на рисунке.

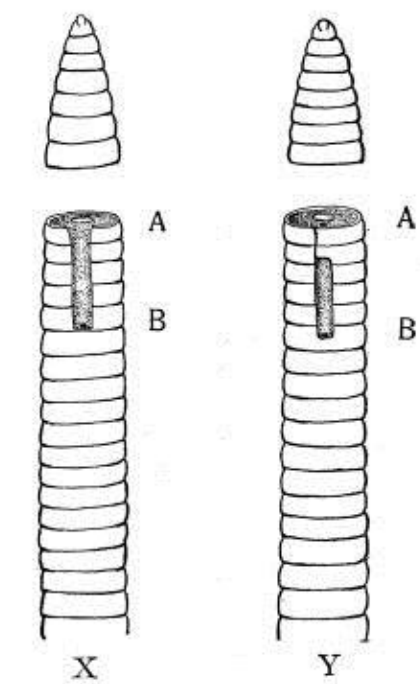


Рис. 26.—На рисунке X слева показано, как после отсечения переднего конца *Allolobophora fætida* вырезается кусок вентральной стенки (включая часть нервного канатика). На рисунке справа Y показана более сложная операция, при которой вырезанный участок брюшной стенки находится немного позади переднего конца.

Вариант того же эксперимента еще более убедительно показывает важность нервной системы для получения результата. Несколько передних сегментов отрезают с переднего конца, как и раньше. Делается разрез, как показано на правом рисунке на [рис. 26](#), с одной стороны от линии середины брюшка (обозначена черной линией на рисунке на уровне A). Затем на заднем конце этого разреза удаляется кусочек от срединно-вентральной линии, как в предыдущем эксперименте (показано пунктирной областью на рисунке). Часть вентрального нервного канатика удаляется вместе с кусочком. В результате этой операции обнажаются два передних конца нервной системы (показаны черными точками на рисунке). На переднем конце червя, *т.е.* в A, имеется один выступ, а на заднем конце области, из которой был удален кусочек, имеется другой. В успешных случаях образуются две головки, одна на переднем конце передней поверхности разреза, *то есть* в A, а другая в B.

Результаты показывают, что при отсутствии режущего конца нервной системы на открытой поверхности новая головка не развивается; и наоборот, развитие новой головки происходит, когда передний конец нервной системы присутствует на поверхности разреза, даже когда такой поверхности нет на переднем конце червя. Возможно, мы могли бы расширить это утверждение и заявить, что разовьется столько голов, сколько будет обнажено передних концов нервной системы.

По крайней мере, в двух других случаях можно сделать несколько аналогичный вывод, хотя представляется, что в этих случаях центрами, вокруг которых развиваются новые части, могут быть другие органы, помимо нервной системы. Торнье показал, что при повреждении позвонков хвоста ящерицы новый материал, образующийся на поврежденных поверхностях, служит центрами [\[27\]](#) для регенерации новых хвостов; и Барфурт обнаружил, что хорда в хвосте головастика играет аналогичную роль в формировании нового хвоста. Эти эксперименты будут более полно описаны в связи с образованием двойных структур, но из сказанного будет видно, что эти случаи аналогичны случаям дождевого червя.

До тех пор, пока не будет открыто больше в отношении внутренних факторов регенерации, было бы рискованно делать какие-либо общие утверждения, основанные на этих немногих случаях, но здесь открывается широкое поле для экспериментальной работы. Удаляя один за

другим различные органы, присутствующие в старой части тела, возможно, удастся обнаружить гораздо больше в отношении внутренних условий, необходимых для того, чтобы мог происходить процесс регенерации.

ВЛИЯНИЕ КОЛИЧЕСТВА НОВОГО МАТЕРИАЛА

Существуют определенные результаты, связанные с количеством нового материала, который образуется при регенерации, которые следует рассматривать в связи с вопросом о внутренних факторах. Было отмечено, что когда удаляют только один сегмент с переднего конца дождевого червя, возвращается только один новый; когда отрезают два, возвращаются два, и это позволяет сохранить до пяти сегментов. Помимо этого, независимо от того, сколько их удалено, возвращается максимум пять. Последний результат, по-видимому, связан с количеством материала, который образуется на поверхности разреза до начала дифференцирования. Когда отрезан только один или два сегмента, образующегося нового материала вскоре становится достаточно для производства одного или двух новых сегментов, но когда отрезается от трех до пяти, образуется несколько больше материала, прежде чем начинается дифференциация. Когда отрезается более пяти, нового материала в лучшем случае хватает только на производство пяти новых, а в некоторых случаях образуется даже меньшее количество. Эта гипотеза предполагает, что существует нижний предел размера для формирования новых сегментов, ниже которого сегмент не может развиваться. Интерпретация полностью соответствует тому, что, как нам известно, имеет место для небольших кусочков гидры и других форм, которые ниже определенного минимального размера не регенерируют. Вопрос о том, сколько сегментов будет сформировано из новой детали, определяется не только количеством нового материала, но и количеством сегментов, подлежащих замене, по крайней мере, до пяти сегментов. За пределами этого предела мы можем думать о максимально возможном количестве сегментов, появляющихся в новом материале. О том, что между старой и новой частями возникает своего рода связь, которая может влиять на количество образующихся новых сегментов, свидетельствует тот факт, что при отсечении одного, двух, трех, четырех или пяти возвращается именно это число. Своего рода принцип завершенности существует как фактор, влияющий на результат, но когда отрезано так много деталей, что старая деталь не может сама собраться из сформованного нового материала, тогда другие факторы должны определять, сколько сегментов будет произведено.

У планарий мы обнаруживаем аналогичное явление. Если отрезана большая часть переднего конца, на передней поверхности разреза заднего фрагмента образуется только головка, а промежуточная область отсутствует. Я интерпретирую это так же, как аналогичный случай с дождевым червем. Как только образуется достаточно нового материала для появления переднего конца, он начинает развиваться, и поскольку он не может развиваться ниже определенного минимального размера, или, скорее, поскольку тенденция к образованию головки, приближающейся к максимальному размеру, сильнее, чем тенденция к образованию как можно большего количества отсутствующего переднего конца, весь новый материал поступает в новую головку. У планарии существует возможность последующего замещения отсутствующей области позади головки, и позже создается промежуточная часть, при этом головка выносится дальше вперед. То же самое верно и для нового заднего конца дождевого червя, у которого на очень ранней стадии перед кончиком хвоста образуется растущая область, но на переднем конце дождевого червя такой растущей области нет. Эти различия, по-видимому, связаны с общими явлениями роста этих форм. У планарии интерстициальный рост может происходить в любой части тела, следовательно, возможность образования отсутствующей области присутствует во всех частях червя; но у дождевого червя мы никогда не находим новых сегментов, вставленных на переднем конце во время нормального роста, и этого не происходит во время регенерации. На заднем конце дождевого червя мы находим область роста, в которой образуются новые сегменты, и мы обнаруживаем, что то же самое верно и при регенерации заднего конца. Другими словами, растущая область перед последним сегментом также регенерируется.

При нескольких формах было обнаружено, что кусочки меньше определенного размера не регенерируются. В тех случаях, когда маленький кусочек быстро отмирает

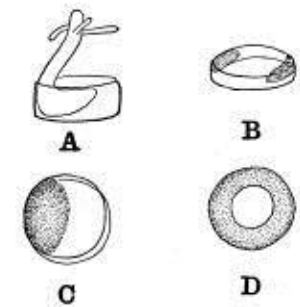


Рис. 27.—*Tubularia mesembryanthemum*. A. Кусочек минимального размера, из которого образовался гидрант. B, C. Кусочки меньше минимального размера. D. Кольцо, полученное путем закрывания небольшого кусочка.

после его удаления из остальной части тела у нас нет прямого способа узнать, обладает ли этот фрагмент потенциально способностью к регенерации, но в некоторых других случаях, когда небольшие фрагменты могут сохраняться живыми в течение некоторого времени, они могут и не регенерировать. Кроме того, регенерация небольших кусочков, размер которых чуть больше минимального, часто затягивается и иногда является несовершенной. Регенерация этих маленьких кусочков, по-видимому, сопряжена с большими трудностями, чем восстановление более крупных кусочков. Пиблз показал, что куски гидры размером менее $\frac{1}{6}$ мм. в диаметре (= примерно $\frac{1}{200}$ объема гидры) не регенерируют, хотя, если взять очень маленькие кусочки из развивающегося бутона, они могут регенерировать, даже если их размер всего $\frac{1}{9}$ мм. в диаметре. Очень маленькие кусочки, которые, однако, чуть больше минимального размера, хотя и могут принимать гидроподобную форму, выпускают только одно или два щупальца. Неспособность самых маленьких кусочков к регенерации происходит не из-за их отмирания, поскольку они могут прожить гораздо дольше, чем было бы достаточно для регенерации более крупных кусочков. Изолированные щупальца гидры не производят новых гидр, хотя они могут оставаться живыми в течение некоторого времени. Отдельное щупальце больше минимальной части, так что его неспособность к регенерации, вероятно, связана с дифференцировкой щупальца, а не с его размером. Отсутствие способности к регенерации у мельчайших кусочков гидры не может быть связано с отсутствием какого-либо специального органа, поскольку эти кусочки содержат как эктодерму, так и энтодерму. У тубулярий мы с Дришем также обнаружили, что кусочки меньше определенного размера не регенерируются (рис. 27). У планарий также существует нижний предел регенерации, даже для частей, содержащих все элементы, которые, присутствуя в более крупных частях, делают регенерацию возможной. Лилли обнаружила, что зародышевые фрагменты простейшего стента не могут регенерироваться, если их размер меньше минимального. Он устанавливает этот минимальный размер в 80 мкм в диаметре, который он вычисляет как $\frac{1}{27}$ объема стента, из которого был извлечен фрагмент. Я получил регенерированный фрагмент немного меньшего размера, и поскольку он был получен из более крупного стента, он составляет примерно $\frac{1}{64}$ всего животного. Недостаточная проработанность этих мельчайших деталей, по-видимому, объясняется отсутствием достаточного количества материала для изготовления типичной формы. В настоящее время мы не можем дать другого объяснения этому феномену, тем более что кусочки содержат материал, который, как мы знаем из других экспериментов, способен производить любую часть организма. Поверхностная площадь маленьких кусочков относительно больше, чем у более крупных, но нет никаких доказательств того, что это соотношение может каким-либо образом повлиять на результат. Неизвестно, могла ли разница в поверхностном натяжении помешать маленькому кусочку принять типичную форму и удерживать его, так

сказать, в сферической форме, но вероятность того, что это является объяснением явления, невелика.

Регенерация небольших кусочков животных и растений часто может не происходить, потому что, как указал Вехтинг, повреждение, вызванное разрезанием, может распространиться на маленький кусочек так далеко, что его восстановление может оказаться невозможным. В других случаях может быть недостаточный запас продуктов питания, хотя, если бы можно было получить пропорциональную форму любого размера, трудно понять, как это могло быть в таком случае. Однако не может быть никаких сомнений в том, что кусочки, взятые из частей тела, которые зависят от других частей в плане питания, кислорода и т.д., Погибнут из-за недостатка этих веществ, и даже если они смогут прожить некоторое время, их дальнейшее развитие может не состояться из-за отсутствия достаточного количества пищи для продолжения процесса. После того, как этим возможностям был придан должный вес, остается несколько случаев, в которых не может быть никаких сомнений в том, что неспособность небольшого элемента к регенерации объясняется отсутствием достаточного количества материала для изготовления даже минимально возможной формы для такого рода материалов, *т.е.* для формирования организации в столь малом масштабе.

Существуют некоторые факты, связанные с регенерацией небольших кусочков канальцев, которые имеют важное значение для решения вопроса о размере организации. Если отрезать длинные куски стебля, то новый гидрант, который развивается из старой ткани на конце куска, занимает, в определенных пределах, участок определенной длины. Если отрезать кусочки стебля, длина которых всего в два раза превышает длину гидрантообразующей области, длина последней сократится до половины длины, которую она имеет на более длинных кусках, а если отрезать еще более мелкие кусочки, гидрантообразующая область может быть уменьшена, как показал Дриш, до семидесяти процентов от нормальной длины. Как я обнаружил, гидранты, которые развиваются из более мелких кусочков, также имеют меньшее количество щупалец. Впервые Бикфордом, а позже Дришем и мной было показано, что во многих случаях из очень коротких кусочков стебля *tubularia* образуются *только дистальные части гидранта*. Чаще всего это происходит, когда длина куска меньше средней нормальной длины области образования гидранта, но это также может иметь место в кусках, которые намного длиннее минимального размера области наименьшего образования гидранта. Дриш сделал еще одно открытие, которое я подтвердил, что кусочки с дистального конца ножки с большей вероятностью образуют эти частичные структуры, чем кусочки из более проксимальной части. Некоторые из этих частичных структур представлены на рис. 28, C-G. Иногда внутренняя трубка, или гнойная дуга, которая состоит из двух слоев тела, эктодермы и

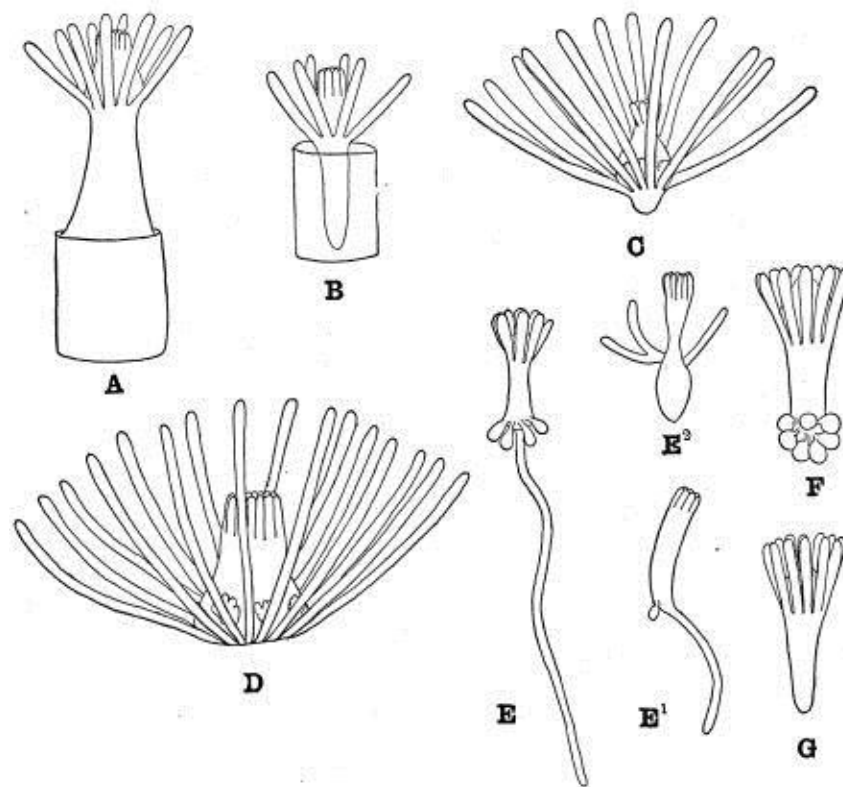


Рис. 28.—Тубулярия мезембриантемная. Продукты регенерации коротких кусочков. А. Кусочек, который регенерировал гидрант таким же образом, как и более длинные кусочки, но с меньшим количеством щупалец. В. Кусочки, ножка которых отходила от стенки старой перисарки (цилиндр на рисунках). С. Гидрант почти без ножки. D. Гидрант без ножки. E. Дистальная часть гидранта с одним длинным проксимальным щупальцем. E1. Похожий, но более редуцированный. E2. Похожий, с двумя щупальцами по бокам. F. Хоботок с репродуктивными органами. G. Хоботок без репродуктивных органов.

энтодерма отделяется от хитиновой перисарки, как показано на [рис. 28, Б](#). Затем образуется гидрант с коротким стеблем. В других случаях, [рис. 28, С](#), для формирования гидранта используется почти весь носарк, и только короткий куполообразный бугорок представляет собой стебель. В других случаях стебля может вообще не быть ([рис. 27, D](#)), а может быть только гидрант. Формы, подобные последним двум, чаще всего получают из кусочков дистального конца стебля. Из очень маленьких кусочков иногда образуются формы, подобные показанным на [рис. 28, E-E2](#), которые представляют собой только хоботки с уменьшенным количеством щупалец. В основании этих частей могут присутствовать репродуктивные органы. Дальнейшая редукция показана на [рис. 28, F, G](#), которые представляют собой хоботки с только дистальным кругом щупалец; у одного из них репродуктивные органы присутствуют у основания. Частичных форм, более редуцированных, чем эти, обнаружено не было.

Если мы исследуем факторы, определяющие изготовление частичных конструкций, мы обнаружим, что, во-первых, наибольшее значение имеет размер изделия. Уменьшенные формы чаще всего появляются на кусках, длина которых короче средней длины зоны образования гидранта. Второй фактор связан с областью стебля, из которой берется кусок. Более крупные куски с дистального конца образуют частичные структуры, особенно гидранты с очень короткими черешками ([рис. 28, С](#)) или без них вообще ([рис. 28, D](#)). Есть определенные факты, связанные с этой дистальной областью, которая находится сразу за гидрантом, которые следует упомянуть в этой связи. Дэлиэлл впервые обнаружил, что голова гидранта живет лишь ограниченное время, и что когда она умирает, новая голова регенерируется из области позади старой. Стебель нового гидранта продолжает удлиняться в течение некоторого времени после формирования нового гидранта. В настоящее время невозможно утверждать, может ли этот непрерывный рост дистального конца или нормальное образование им нового гидранта время от времени каким-либо

образом быть связано с развитием частичных структур в этой области. Дистальная часть стебля содержит больше красного пигмента, который придает цвет стеблю и гидранту, чем любая другая часть. Леб первым выдвинул точку зрения о том, что красный пигмент в стебле действует как формообразующее вещество в смысле Сакса и определяет образование нового гидранта, накапливаясь у срезаемого конца куска. Дриш также предполагает, что красный пигмент является фактором, влияющим на результат, но предполагает, что он действует количественно, а не определяет качество результата. Если бы этот красный пигмент действовал так, как предполагали Леб или Дриш, он мог бы действовать как один из факторов в образовании этих частичных структур. Этот красный пигмент содержится в виде красноватых гранул в клетках энтодермы. Гранулы бывают различных размеров, самые крупные легко видны даже при низкой мощности микроскопа. Когда отрезается кусок стебля, концы смыкаются за счет втягивания обрезанных краев над открытым концом. После этого начинается циркуляция жидкости, содержащейся в куске. В жидкости очень скоро появляются шарики, содержащие гранулы красного пигмента, подобные тем, что содержатся в энтодерме. Глобулы, по-видимому, представляют собой энтодермальные клетки или части клеток, которые высвобождаются в центральной полости. Циркуляция продолжается около двадцати четырех часов. Примерно в это время один конец стебля становится красноватым из-за присутствия в нем большего количества гранул красного пигмента, чем раньше. Появляются гребни, являющиеся зачатками щупалец ([рис. 30, А](#)), и очень быстро развивается новый гидрант. В то время, когда начинает появляться гидрант, шарики в циркулирующей жидкости исчезают. Они исчезают в то время, когда количество красного пигмента образующегося гидранта быстро увеличивается, и вполне естественно можно было бы предположить, что пигмент циркулирующей жидкости был добавлен к стенке, где образуется гидрант. Глобулы исчезают в области нового гидранта, но, я думаю, можно показать, что они не образуют какой-либо существенной части гидранта. Их можно обнаружить слипшимися в шарик, который находится в пищеварительном тракте нового гидранта, и когда гидрант полностью сформирован, пигмент выбрасывается, как показал Стивенс, через рот.

Развитие нового гидранта начинается за несколько часов до того, как шарики красного пигмента исчезнут из кровотока. Стенки в области будущего гидранта начинают утолщаться, и позже в энтодерме этой области развивается пигмент. Новый пигмент образуется в новых клетках энтодермы, а не поступает из циркулирующих шариков, о чем свидетельствует развитие очень коротких кусочков ножки. В них количество нового пигмента, которое образуется в новом гидранте, может быть намного больше, чем во всем исходном куске ([рис. 30, D](#)), и в этом случае не может быть никаких сомнений в том, что новый пигмент вырабатывается в энтодермальных клетках гидранта. Образование гидранта, которое обычно происходит еще через двадцать четыре часа на базальном конце длинного куска, показывает, что гидрант может развиваться, когда в циркулирующей жидкости нет гранул. Эти базальные гидранты могут содержать столько же пигмента, сколько и дистальные.

Дриш предположил, что красный пигмент в циркулирующей жидкости своим присутствием количественно определяет количество образующегося гидранта или размер гидранта по отношению к остальной части изделия. По-видимому, нет никаких доказательств в пользу этой точки зрения и очень много - против нее. Леб не уточнил, имеет ли он в виду пигмент в циркулирующей жидкости или пигмент в стенках, который действует как формирующий материал; предполагается, что он имел в виду последнее. Исследование образца во время регенерации не дает никаких свидетельств в пользу мнения о том, что пигмент перемещается в область нового гидранта. Напротив, его количество остается постоянным во всех точках, за исключением мест, где развивается новый гидрант, и в этой области, несомненно, наблюдается большое развитие нового пигмента.

Доказательства за и против идеи о том, что красный пигмент *tubularia* является формообразующим веществом или даже строительным материалом, были рассмотрены довольно подробно, потому что это единственный случай, когда гипотетическое формообразующее

вещество было определенно локализовано в специфическом, узнаваемом веществе, которое можно проследить в процессе регенерации. Я думаю, было бы неплохо всесторонне рассмотреть этот вопрос, тем более что гипотеза, как часто кажется, дает простое решение некоторых проблем регенерации. В более поздней главе этот вопрос будет рассмотрен более полно.

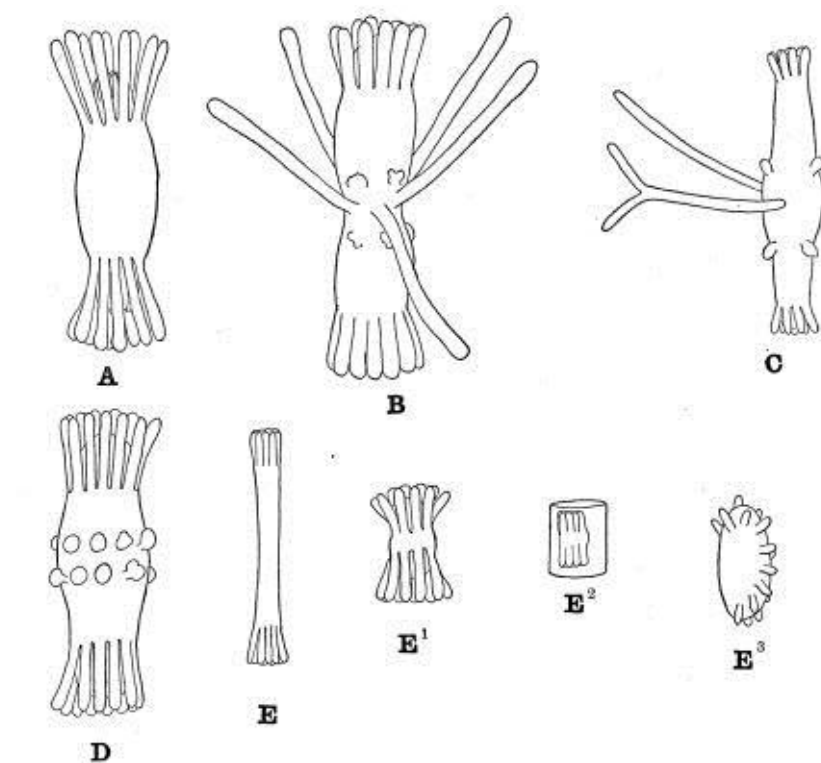


Рис. 29.—*Tubularia mesembryanthemum*. А. Короткий кусочек с гидрантами на каждом конце. В. Двойной кусочек с одним кольцом проксимальных щупалец. С. Двойной кусочек только с двумя проксимальными щупальцами. D. Двойной хоботок с двумя наборами репродуктивных органов. E-E3. Двойной хоботок.

Поскольку гипотеза о красном пигменте не объясняет феномен формирования частичных структур в каналцах, мы должны искать другое объяснение. При нынешнем положении дел мы можем только предположить, что существует *предрасположенность* очень маленького фрагмента формировать более крупную частичную структуру, чем меньшее целое. Эта проблема способа развития небольших кусочков стебля *tubularia* дополнительно осложняется развитием во многих случаях двойных гидрантов или двойных частей гидрантов, как показано на [рис. 29](#), A-E. Первая форма ([рис. 29](#), A) показывает два гидранта, повернутые в противоположных направлениях, которые соединены у своих оснований. Другая форма имеет только один круг проксимальных щупалец между двумя хоботками ([рис. 29](#), B-C). У других форм имеется только два хоботка, у каждого из которых есть свои репродуктивные органы ([рис. 29](#), D), и часто бывает просто два хоботка, соединенных у основания ([рис. 29](#), E-E3). Как правило, даже в более длинных кусках гидрант появляется на каждом конце куска, если он подвешен или даже лежит на дне воды; но

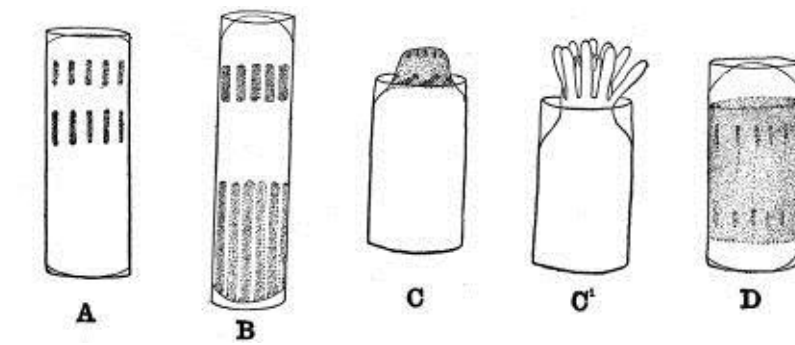


Рис. 30.—*Tubularia mesembryanthemum*. А. Короткий кусочек с редуцированной областью гидранта. В. Кусочек с дистального конца стебля, образующий гидрант без стебля (см. [Рис. 27, D](#)). С. Кусочек, образующий гидрант в виде выростов на конце. С'. Более поздняя стадия последнего. D. Короткий кусочек, образующий двойной хоботок (см. [Рис. 28, E](#)).

во всех этих случаях базальный гидрант развивается примерно через двадцать четыре часа после апикального. Однако у коротких частей два конца развиваются одновременно, хотя развитие всех коротких частей, какие бы структуры они ни образовывали, одиночные или двойные, задерживается, и гидранты могут появиться только после того, как у длинных частей образуются базальные гидранты. В этих двойных структурах оба конца развиваются одновременно ([рис. 30, D](#)). Если мы предположим, что воздействия, запускающие развитие куска, начинаются сначала с дистального конца, то затронутая область будет находиться так близко к проксимальному концу куска, что развитие на этом конце может быть ускорено, и при этих обстоятельствах область новообразования будет общей для двух гидрантов. Факторы, определяющие предпочтительность формирования большей частичной структуры по сравнению с меньшей целостной, несомненно, окажутся одинаковыми как в этих двойных структурах, так и в одиночных.

ВЛИЯНИЕ СТАРЫХ ДЕТАЛЕЙ На НОВЫЕ

Одним из наиболее поразительных и общих фактов, связанных с феноменом регенерации, является то, что новая деталь, которая образуется на открытой поверхности, похожа на удаленную деталь. Это предполагает, что какое-то влияние начинается со старой части и изменяет часть, непосредственно контактирующую с ней, в структуру, которая завершает старую часть в этой области. Мы можем представить, что новая часть, которая была изменена таким образом, может воздействовать на новую часть непосредственно за ее пределами, и таким образом, шаг за шагом новая часть может дифференцироваться. Нетрудно показать, что явление на самом деле сложнее этого, и что на новую часть также действуют другие факторы; но, тем не менее, то, что старая часть оказывает некоторое такое влияние, вероятно. Однако при определенных условиях этому влиянию могут противодействовать другие факторы, и может образоваться нечто отличное от удаленной части. Один пример такого рода уже обсуждался, а именно, тот, в котором после удаления большей части переднего конца дождевого червя или планарии возвращается только дистальный конец. Другой случай - это когда восстанавливается что-то отличное от удаленной детали. Если отрезать кончик глаза рака-отшельника или других ракообразных, регенерируется новый глаз, но если отрезать глазную ножку у ее основания, развивается антеннообразный орган. Хербст предположил, что наличие ганглия на конце стебля объясняет регенерацию нового глаза, когда отрывается только кончик стебля. При отсутствии ганглия у края среза на стебле образуется не глазок, а антенна, как показано, когда глазок срезан у основания. Факторы, определяющие развитие антенны вместо глаза, не были обнаружены. Пшибрам показал, что когда третья верхнечелюстная кость *portunas*, *carcinas* или других ракообразных отрывается у основания, развивающийся новый придаток отличается от удаленного и во многих отношениях напоминает ногу, но если животное содержать до тех пор, пока оно не линяет несколько раз, придаток становится все больше и больше похожим на удаленную часть. Другой замечательный случай был также описан Пшибрамом для *Alpheus platyrrhynchus*. У этого десятиногого ракообразного когти первой пары ног отличаются друг от друга, один намного крупнее другого и имеет другое

строение.^[28] Если большой коготь отбрасывается в месте отлома, а меньший остается неповрежденным, последний при следующей линьке (или иногда после двух линек) превращается в характерный большой коготь, и вновь регенерированный коготь похож на меньший. Если эксперимент повторить на том же животном, *т.е.* если удалить недавно приобретенный большой коготь, то при следующей линьке меньший коготь становится большим, а новый — меньшим — условия теперь снова те же, что и в начале. Если оба когтя животного выбрасываются одновременно, регенерируются два новых когтя одинакового размера, и каждый является уменьшенной копией того когтя, который был удален. До сих пор не было проведено никаких экспериментов, которые показали бы, какие факторы регулируют развитие каждого вида когтей.

Возвращаясь снова к вопросу о регенерации частей, аналогичных удаленным, отметим некоторые интересные результаты, полученные Пиблзом у колониальных гидроидов, *podocoryne* и *hydractinia*. Эти колонии состоят из трех основных видов особей: питательных, репродуктивных и защитных зооидов. Пиблз обнаружил, что если стебли этих зооидов разрезать на кусочки, то в каждом из них образуется тот же вид зооида, который изначально содержался в этом стебле. Кусочки стебля питательного зооида производят новые питательные зооиды на переднем конце кусочка, а иногда также на базальном конце. Аналогичное утверждение может быть сделано для каждого из других видов. Иногда применяется другой метод регенерации, когда, например, часть стебля питательной особи оставляют нетронутой без подачи свежей воды. Он выпускает корнеподобные столоны вместо образования нового зооида. Столоны сначала появляются на концах куска, но позже могут появиться и в нескольких точках вдоль куска. Они образуют тонкую сеть, и первоначальный фрагмент может полностью исчезнуть в столонах. Через несколько дней новые питающиеся зооиды вырастают под прямым углом к сети столонов. Кусочки стебля защитных зооидов также могут образовывать столоны, но они распространяются менее медленно, и образования новых особей не наблюдалось. В одном случае кусочек репродуктивного зооида образовал короткий стolon, и из него возникла новая особь, которая, по-видимому, была питательным зооидом. Если последний результат оказывается верным, мы видим, что кусочек может образовать новую часть, отличную от той, частью которой когда-то был сам кусочек, но это вызвано образованием stolона, который сам по себе является одной из характерных структур, посредством которых эти колониальные формы производят новых питательных зооидов. В этом случае происходит возврат кусочка к более простой форме, stolону, и, действуя на это, факторы, продуцирующие питательные зооиды, могут привести к появлению новых питательных зооидов. Влияние старой структуры теряется, когда произведение приобретает новый характер.

Другая серия экспериментов дает представление о внутреннем факторе регенерации, который, как мне кажется, может оказаться важным и помочь в интерпретации определенных явлений. Если отрезать головной конец планарии, разрезать заднюю часть вдоль средней линии и отрезать одну сторону, чуть выше нижнего конца продольного разреза, как показано на [рис. 31, А](#), то обнаружится, что, если не допустить соединения длинной и короткой сторон вдоль средней линии, на передней поверхности каждой половины образуется новая головка ([рис. 31, С](#)). Если две половинки срастаются, и передняя поверхность более короткой части соединяется с передней поверхностью более длинной части посредством новой ткани, которая развивается вдоль внутренней стороны последней ([рис. 30, В](#)), то головка появляется только на передней половине. Образование головки на более короткой половине предотвращается за счет установления соединения с новой стороной. Иногда предпринимается безуспешная попытка произвести головку, но на задней поверхности не получается ничего, кроме заостренного нароста. Если мы попытаемся представить себе, как происходит это влияние новой стороны на заднюю поверхность, мы можем, я думаю, легче всего представить, что это влияние обусловлено каким-то натяжением нового материала, который такого рода, что он ограничивает развитие головы на более заднем уровне. Мы можем представить себе тот же процесс, происходящий при регенерации хвоста рыбы с наклонной поверхности. Максимальная скорость роста наблюдается на той части поверхности среза, которая находится ближе к основанию хвоста ([рис. 40](#)). Во всех других точках рост

замедляется или сдерживается, и можно показать, что подавление связано с формированием типичной формы хвоста в новой части. Если в настоящее время мы не можем фактически продемонстрировать, что это происходит из-за какого-то напряжения между различными частями, которое регулирует рост, мы, тем не менее, обнаруживаем, что именно с помощью какой-то подобной идеи, подобной этой, мы можем сформировать более четкое представление о том, как устанавливается такое отношение частей друг к другу. В одной из последующих глав этот вопрос будет рассмотрен более подробно.

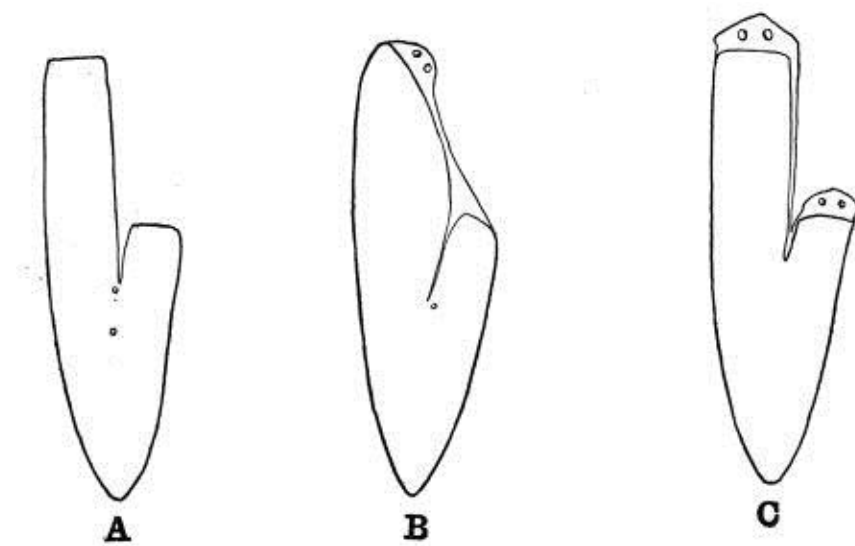


Рис. 31.—*Planaria lugubris*. А. Показано, как оперировали червя. В. Единственная головка регенерирована при переднем поперечном разрезе. Он был соединен линией новой ткани вдоль боковой стороны длинной половинки с новой тканью на переднем конце короткой половинки. Две половинки соединились по средней линии. С. Регенерированы две головки, по одной из каждой половинки, разрезанной поперек. Две половинки были разделены по средней линии.

ВЛИЯНИЕ ЯДРА НА РЕГЕНЕРАЦИЮ

Влияние ядра на процесс регенерации было показано у ряда одноклеточных форм. Впервые Брандт заметил в 1877 году, что кусочки *Actinosphaerium eichhornii*, содержащие ядро, принимают характерную форму, но кусочки без ядра этого не делают. Шмитц ('79) обнаружил, что когда стенка многоклеточного сифоноклада разрушается, протоплазма сворачивается в шарики, некоторые из которых содержат одно или несколько ядер, в то время как другие могут быть без ядер. Зародышевые фрагменты образуют новую мембрану и позже становятся типичными организмами, но безъядерные фрагменты не образуют новой мембраны и вскоре распадаются. Нуссбаум ('84, '86) разрезал на кусочки инфузорий инфузорий, *oxytricha* и *gastrostyla*. Те части, которые содержали ядро, быстро регенерировали новый целый организм меньшего размера, который обладал способностью к дальнейшему размножению, в то время как части, которые не содержали части ядра, не проявляли никаких признаков регенерации; и, хотя они продолжали перемещаться в течение целых двух дней, впоследствии они распались. Грубер получил тот же результат на другой инфузории из инфузорийных инфузорий, *Stentor caeruleus*. Он обнаружил, что, хотя безъядерные кусочки смыкаются над поверхностью среза и некоторое время перемещаются, в конце концов они погибают. Далее он показал, что безъядерный фрагмент, содержащий часть нового перистомы в процессе формирования, будет продолжать развивать этот новый перистом, хотя новый перистом никогда не образуется безъядерным фрагментом при других обстоятельствах. Он считает, что если новый перистом начал формироваться под влиянием старого ядра, то он может продолжить свое развитие и после того, как кусочек будет разорван от своей связи с ядром. Безъядерный фрагмент, содержащий часть *старого* перистомы, не создает новый перистом из старого фрагмента. Грубер заметил, что безъядерный фрагмент амёба ведет себя иначе, чем безъядерный фрагмент, и через некоторое время погибает.

Клебс обнаружил, что когда определенные водоросли помещают в раствор, который не причиняет им серьезного вреда, но заставляет протоплазму сжиматься в шарики, некоторые из них содержат ядра, другие - нет. Если, например, нити зигнемы или спирогиры поместить в 16-процентный раствор сахара, протоплазма каждой клетки распадается на один или несколько сгустков, некоторые с ядрами, другие без. Оба вида могут оставаться живыми в течение некоторого времени; некоторые безъядерные фрагменты могут жить даже шесть недель. Кусочки с ядрами сразу же окружают себя, когда возвращаются в воду, новой целлюлозной стенкой, но кусочки без ядер остаются голыми. Последние, тем не менее, могут производить на солнечном свете новый крахмал, который расходуется в темноте и производится заново при возвращении на свет. [29]

Бальбиани ('88) обнаружил, что безъядерные фрагменты *cytostomum*, *trachelus* и *protodon* не смогли регенерировать, а Верворн ('89 и '92) получил аналогичные результаты на нескольких других простейших. Аналогичные факты были выявлены Хофером (89-й год), Хаберландтом и Герасимовым (90-й). Палла ('90) обнаружил, что в определенных случаях безъядерные фрагменты, особенно из клеток в растущих областях, могут образовывать новую клеточную стенку; в то время как совсем недавно Таунсенд ('97) показал в нескольких формах, что безъядерные фрагменты не образуют новую клеточную стенку, если они не соединены протоплазматическими нитями с зародышевыми фрагментами. Самого тонкого соединения достаточно, чтобы из безъядерного фрагмента образовалась клеточная стенка, даже когда безъядерный фрагмент находится в одной клетке, а безъядерный - в другой, причем они соединены нитью протоплазмы, которая проходит через промежуточную стенку.

Если мы рассмотрим несколько более подробно некоторые из этих случаев, мы обнаружим, что когда такую форму, как *stylonychia*, разрезают на три части, две концевые части без ядра не могут регенерировать, в то время как центральная часть образует новый целостный организм меньшего размера. Если стентор разрезать на три части, каждая из которых содержит один или несколько узлов макронуклеуса, то из каждой образуется новый стентор. Однако, если отрезать кусочек так, чтобы он не содержал части макронуклеуса, он не сможет регенерировать. Верворну ('95) удалось удалить центральную капсулу с содержащимся в ней ядром из крупной радиолярии, *Thalassicolla nucleata*. Животное без ядра оставалось живым в течение некоторого времени, но в конце концов умерло. В капсуле с ядром образовалась новая внешняя зона с процессами, подобными процессам у нормального животного. Если ядро извлекается из капсулы, капсула отмирает, но на ней видны некоторые следы образования внешней зоны. Если протоплазма удалена как можно дальше от ядра, то последнее не регенерирует новую протоплазму, а через некоторое время погибает. Верворн приходит к выводу, что протоплазма не может выполнять все свои нормальные функции без ядра или ядро без протоплазмы.

Эти эксперименты в достаточной степени демонстрируют, что безъядерные фрагменты неспособны к регенерации. Если мы попытаемся глубже изучить значение этого явления, то обнаружим несколько вещей, которые, по-видимому, имеют отношение к результату. Поведение безъядерных фрагментов показывает, что метаболизм клетки изменился после удаления ядра. В некоторых случаях протоплазма не способна осуществлять процесс переваривания включенных в пищу веществ. Этот процесс может быть вызван каким-то обменом, происходящим между ядром и протоплазмой, который прекращается удалением ядра, и, как следствие, изменяется метаболизм клетки. Недостаток регенеративной силы может быть вызван этим изменением в метаболизме. Однако нельзя утверждать, что результат обусловлен недостатком энергии в кусочках, поскольку непрерывное движение ресничек в некоторых видах кусочков, которое продолжается в течение нескольких дней, показывает, что присутствует большой запас энергии. К сожалению, мы недостаточно знаем о связи, которая существует между ядром и протоплазмой, чтобы быть в состоянии утверждать, чем вызвано отсутствие регенеративной способности.

Леб ('99) предположил, что недостаточная мощность безъядерных фрагментов может быть связана с недостатком окисления. Ядро содержит вещества, которые, согласно Спитцеру, благоприятны для процесса окисления. Когда ядро удалено, по мнению Леба, окисление слишком низкое, чтобы мог произойти процесс регенерации. В поддержку этой точки зрения он указывает, что в то время как безъядерные кусочки инфузорий живут всего два-три дня, безъядерные кусочки растений, содержащих хлорофилл, могут сохраняться живыми в течение пяти-шести недель. Кусочки без ядер, содержащие хлорофилл, могут получать приток кислорода благодаря расщеплению диоксида углерода в хлорофилльных телах и последующему освобождению от кислорода. С другой стороны, следует отметить, в противоположность точке зрения Леба, что безъядерные кусочки амба сохраняются живыми в течение четырнадцати дней; и что, несмотря на лучшее окисление, которое может иметь место в безъядерных кусочках растений, регенерации не происходит.

Было обнаружено, что кусочки яйцеклетки морского ежа без ядра не делятся на сегменты и не развиваются, и результат одинаков независимо от того, взяты ли кусочки из оплодотворенной или неоплодотворенной яйцеклетки. Однако, если сперматозоид попадет в один из этих фрагментов, этот фрагмент разделится на сегменты и, как показали Бовери и позже Уилсон, из него получится эмбрион.

Бовери также пытался оплодотворить неядерную часть яйцеклетки одного вида морского ежа сперматозоидом другого вида. Он обнаружил, что развивающийся эмбрион относится к типу того вида, из которого произошел сперматозоид, и пришел к выводу, что ядро определяет характер личинки и что протоплазма не оказывает никакого влияния на форму. Доказательства, на основании которых Бовери сделал свой вывод, не подлежат сомнению. Зелигером ('95) и мной ('95) было показано, что если цельные яйцеклетки вида *Sphaerechinus granularis*, используемые Бовери, оплодотворяются сперматозоидами другого вида, *Echinus microtuberculatus*, форма получающихся личинок сильно различается. Большинство из них являются промежуточными по характеру между типами личинок двух видов, но некоторые из них похожи на отцовский тип. Вернон ('99) совсем недавно показал, что характер гибридов зависит от зрелости половых продуктов двух родителей. Если, например, яйца (*sphaerechinus*) находятся на минимальной стадии зрелости, гибриды больше похожи на самцов (*strongylocentrotus*).

Следовательно, еще предстоит показать, оказывает ли протоплазма какое-либо влияние на форму личинки, которая происходит из безъядерного фрагмента, оплодотворенного сперматозоидом другого вида. То, что ядро самца действительно оказывает влияние на форму животного, убедительно доказывается наследованием особенностей отца через хроматин сперматозоида.

СБЛИЖЕНИЕ РЕЖУЩИХ КРОМОК

Одно из наиболее известных изменений, происходящих при обнажении режущей кромки, заключается в быстром закрытии открытых тканей. Это происходит с края раны, и слой клеток, обычно сначала эктодермы, покрывает поверхность. Сжатие во многих формах вызывается сокращением мышц внешней стенки тела. По-видимому, это имеет место у дождевого червя и планарии, а также у других животных, таких, например, как морская звезда, голотурий и т.д. Но в дополнение к этому чисто мышечному сокращению имеет место другой процесс, который менее заметен при формах, при которых мышцы производят первое сокращение, но который очевиден при формах, при которых мышцы отсутствуют или слабо развиты. Я могу привести два поразительных случая, которые были моими собственными наблюдениями. Когда от стебля тубулярии отрезают кусочек, концы смыкаются через двадцать минут -полчаса. Стенка тела, носарка, состоящая из двух слоев эктодермы и энтодермы, немного отходит от режущего края внешней твердой трубки, или перисарки, которая покрывает ножку, а затем начинает вытягиваться через открытый конец. Образуется идеально гладкий, чистый край, который продвигается от всех точек к центру, где происходит окончательное смыкание. Закрытие происходит не из-за изгиба

носовой дуги, а из-за того, что тонкая пластина расположена почти под прямым углом к внешней трубке. Эта пластинка состоит из двух слоев ячеек, из которых имеется несколько рядов, расположенных концентрически между центром и внешним краем. При отсутствии мышечных волокон в стволе результат не может быть вызван мышечным сокращением, и даже если бы существовали короткие волокна, транспортировка клеток полностью через открытый конец говорила бы против этой интерпретации.^[30] Поскольку закрытие происходит без какой-либо поддержки, мы не можем предположить, что этот процесс обусловлен каким-либо цитотропным эффектом. Закрытие происходит одинаково хорошо как в разбавленной морской воде, так и в более крепких растворах. Метод удаления клеток, который лучше всего виден при изучении продольных фрагментов, очень напоминает удаление или сокращение протоплазматических процессов у простейших, и, насколько можно судить по подобному сходству, эти два процесса кажутся одинаковыми.

Это закрытие поверхности разреза, хотя и является предварительным этапом процесса регенерации, не может, я думаю, рассматриваться как часть регенерации в строгом смысле. То, что эти два процесса не зависят от одних и тех же внутренних факторов, показано следующими экспериментами: если пучок трубочников держать в аквариуме, он будет производить новые головки два или три раза, а затем прекратит, и если после отмирания последних сформированных головок отрезать кусочки стебля, они закрываются так же легко, как и кусочки свежих гидроидов. Более того, в определенное время года виды *Tubularia (Parypha) crocea* теряют свои головки, и остаются только стебли. На кусочках этих стеблей в это время не образуются новые головки, хотя они закрываются так же быстро, как и на кусочках в другое время года, когда присутствуют головки и когда регенерируют новые.

Другая не менее хорошая иллюстрация того, что кажется тем же феноменом, обнаруживается при смыкании поврежденных поверхностей у молодых эмбрионов головастика. Если эмбрионы извлечь из желеобразных оболочек или даже после того, как они были освобождены, и разрезать пополам, каждый кусочек быстро покроет поврежденную поверхность с помощью эктодермальных клеток. Гораздо более яркую иллюстрацию этого закрывания у молодого головастика можно получить, отрезав маленькими ножницами большой кусок сбоку. Площадь может составлять четверть или более всей стороны, и все же она может быть закрыта за удивительно короткое время. Часто бывает достаточно получаса для покрытия большой открытой поверхности. В этом случае рана также покрывается не отдельными клетками, блуждающими по открытой поверхности, а постоянным продвижением гладкого края эктодермы к центральной точке. Этот процесс настолько похож на тот, который происходит в каналах, что не может оставаться никаких сомнений в том, что оба они обусловлены одними и теми же факторами. Поскольку в той части эмбриона лягушки, от которой отрезан кусочек, отсутствуют мышечные волокна, результат не может быть вызван мышечным сокращением, но, по-видимому, является сократительным феноменом, подобным таковому у *tubularia*. Даже маленький кусочек, вырезанный сбоку от тела, демонстрирует то же явление. Сначала он внезапно выгибается наружу из-за некоторой физической разницы между внутренней и внешней частями куска. Затем края утолщаются, загибаются внутрь и начинают свое продвижение по внутренним тканям. Процесс редко завершается, поскольку, по-видимому, существует предел, до которого эктодерма может растягиваться по мере продвижения краев. Наиболее поразительным явлением как в кусочках каналов, так и в эмбрионе лягушки является полное отсутствие мертвого материала на поврежденной поверхности. Как только операция выполнена, начинается прогрессирование; и не видно ни следа отмирающих клеток или их частей.

ГЛАВА IV

РЕГЕНЕРАЦИЯ РАСТЕНИЙ

ТНЕСерия экспериментов, проведенных Фехтингом по регенерации высших растений, настолько полнее, чем все предыдущие эксперименты, и его анализ проблем, касающихся факторов, влияющих на регенерацию, настолько точнее, чем любые другие попытки в этом направлении, что мы можем с пользой для себя ограничить наше внимание в основном его результатами. Многие из его экспериментов проводились с молодыми веточками или побегами ивы (*salix*), которые после удаления листьев подвешивались в стеклянной банке, содержащей воздух, насыщенный водой. При этих обстоятельствах кусочки дали новые побеги из почек (листовых почек), которые присутствуют вблизи точки прикрепления листьев, и новые корни, частично из корневых почек, которые также присутствуют на стебле.

Если кусочек подвешен в вертикальном положении *вершиной вверх* ([рис. 32, А](#)), через три-четыре дня возле нижнего, *т.е.* базального конца кусочка появляются небольшие припухлости. Они быстро прорываются и отрастают в виде корешков. Если у прикорневого конца куска присутствует листовая почка, первые корешки появляются сбоку от нее или под ней; позже в том же районе появляются другие. Первые корни, появляющиеся в этих условиях, происходят из предварительно сформированных корневых зачатков, остальные являются, по крайней мере частично, новыми, придаточными корнями. Если нижний конец среза проводится через нижнюю часть длинного междоузлия, *т.е.* прямо *над* почкой, корни, как правило, появляются только около конца среза, и лишь немногие, если вообще какие-либо, корни развиваются в первой почке над этой областью. Во многих случаях на поверхности базального среза, в области камбия, образуется утолщение, или мозоль, и нередко из этого также может развиваться один или несколько корней. Направление, которое принимают новые корни, изменчиво, иногда оно направлено вниз, иногда более или менее близко к стеблю под прямым углом.

Пока эти изменения происходили у основания, начали развиваться листовые почки на верхушечном конце. Одна, две, три, четыре или даже пять высших почек начинают удлиняться, количество и степень развития зависят от длины куска. Самая верхняя, или верхушечная, почка растет быстрее всего, а остальные растут в порядке их расположения. В области ниже самой нижней развивающейся почки может быть одна или несколько неразвивающихся почек; но если кусочек разрезать надвое прямо над этими почками, они тогда вырастут.

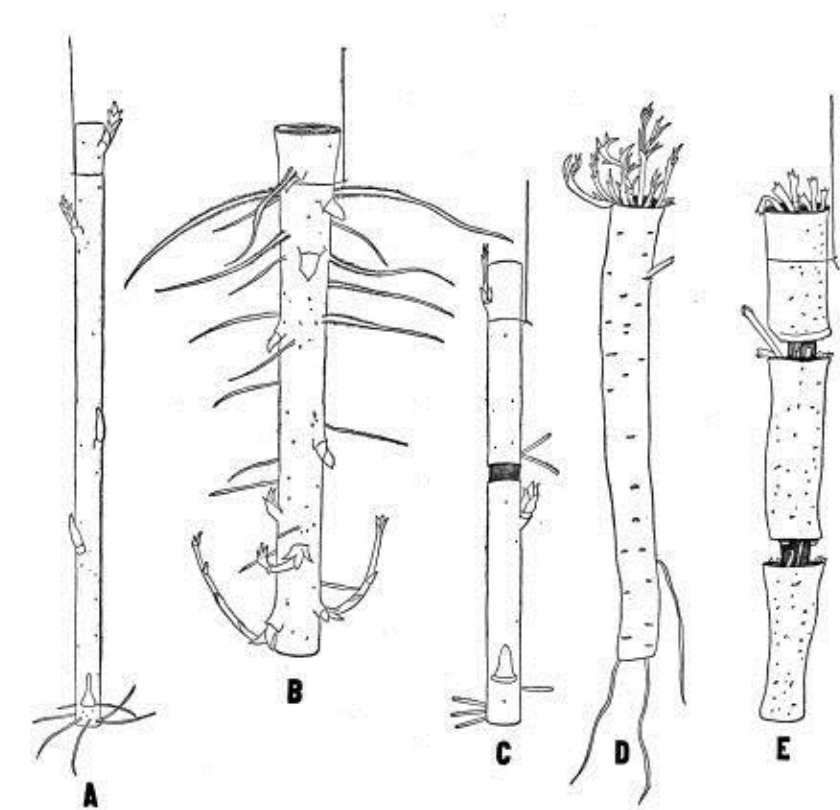


Рис. 32.—После фехтования. А. Кусок ивы, срезанный в июле, подвешен во влажной атмосфере вершиной вверх. В. Более старый кусок ивы (срезанный в марте) подвешен во влажной атмосфере вершиной вниз. С. Кусок ивы с кольцом, удаленным из середины. Верхушкой кверху. D. Кусочек корня *Populus dilatata*. Прикорневой конец направлен вверх. Отростки от прикорневого каллуса. E. Кусочек того же корня с удаленными двумя кольцами. Новые побеги развиваются из базального каллуса и из базального конца каждого кольца.

Результаты показывают, что у основания детали те же факторы, которые вызывают развитие зачатков ранее существовавших корней, также вызывают развитие новых корней, если нижний конец находится в области, в которой отсутствуют зачатки корней. Влияние, которое приводит к появлению новых корней, ограничивается прикорневой частью изделия. В апикальной части куса придаточных структур не образуется, но более длинная область активна, и несколько предварительно сформированных листовых почек начинают удлиняться. Самый верхний побег растет быстрее остальных, что показывает, что влияние, вызывающее рост, сильнее вблизи апикального конца, чем в точках, удаленных дальше.

Если поместить другой кусок ивового стебля в те же условия, но подвесить его базальным концом вверх, то будут получены результаты, во многих отношениях аналогичные предыдущим. Корни появляются вокруг основания куса, т.е. Вокруг верхнего конца, а развивающиеся листовые почки - это те, которые находятся ближе всего к верхушечному, в настоящее время нижнему, концу куса.

Эти результаты, по-видимому, указывают на то, что в основном главными факторами, определяющими рост новой части, являются внутренние; и хотя внутренние факторы действительно кажутся доминирующими, поскольку в обоих случаях корни появляются у основания, а побеги - на верхушке, все же было бы неправильно делать вывод, что гравитация вообще не оказывает влияния на результат. На самом деле, другие эксперименты показывают, что это действительно оказывает влияние.

Если ветка постарше (8-12 мм. в диаметре) обрезается и подвешивается *основанием вверх*, результат несколько отличается от такового с более молодыми ветвями. Корешки появляются по всей длине изделия, как показано на [рис. 32, В](#); самые крупные - те, что у основания, и они уменьшаются в размерах к вершине изделия. Также заметно, что все корни появляются из уже

существующих корневых почек, и никаких придаточных корней не образуется даже у основания. Формирующиеся листовые почки возникают вблизи верхушки, как в последних экспериментах. По мере удлинения они загибаются вверх. Сравнение результатов, полученных от молодых и старых кусков, на первый взгляд может показаться показывающим, что разница в их развитии обусловлена большим количеством резервных пищевых веществ в старых кусках, и Вехтинг считает вероятным, что это влияние может объяснять силу, длину и даже количество развивающихся корней, но он считает маловероятным, что способ их происхождения и местоположение могут быть определены таким образом. Кроме того, развитие новых корешков вокруг основания молодого куска вряд ли можно объяснить *отсутствием* пищевых продуктов. Образование меньшего количества корней у молодого куска объясняется тем, что его ткани менее высокоспециализированы, почки менее развиты, а сам кусочек находится на более низкой стадии развития. Необходимо найти другое объяснение большому количеству корней, которые развиваются в более старом куске. Это связано, как пытается показать Фехтинг, отчасти с влиянием силы тяжести на изделие.

Общий вывод Фехтинга заключается в том, что “сила или силы, которые определяют *полярные различия* в изделии, наиболее очевидны и наиболее энергичны у очень молодых веточек; что эта разница уменьшается с возрастом веточки, листовые и корневые почки которой развиваются дальше. Ясно, что новые корни *молодых побегов* могли появиться в соответствующем количестве и силе точно в тех же регионах, в которых они вырастают из предварительно сформированных почек *годовалого побега*. Поскольку этого не происходит, и поскольку корни появляются только у основания молодых веточек, объяснение должно заключаться в том, что врожденные полярные силы действуют более энергично в молодых веточках, и почки, которые развиваются на старых веточках, должны возникать в противовес действию этой силы”. Полярное различие между вершиной и основанием, тем не менее, присутствует, как показывают эксперименты Вехтинга, даже в довольно старых изделиях.

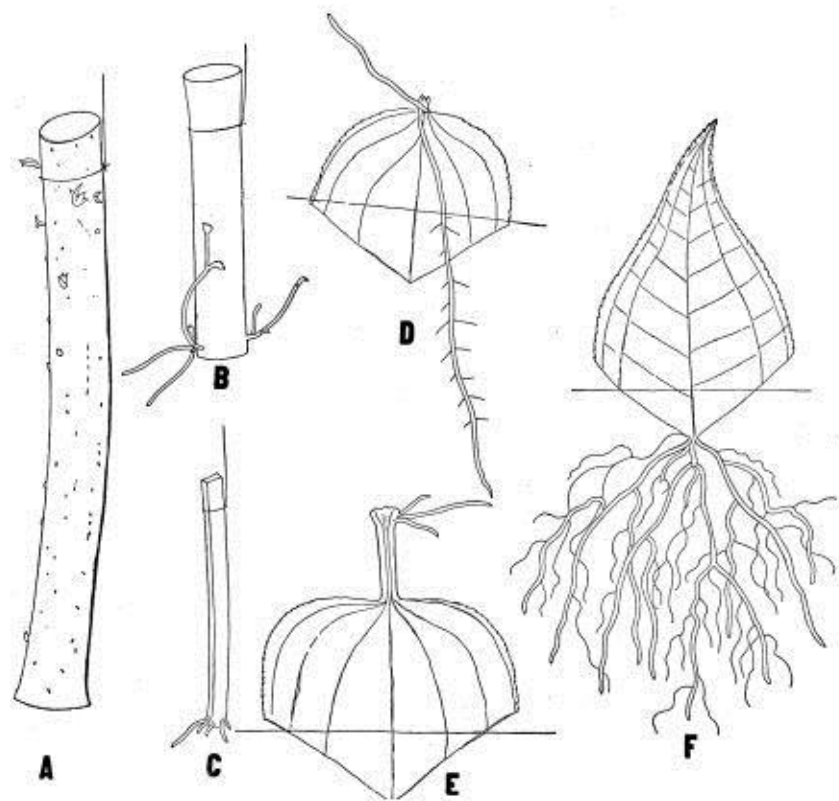


Рис. 33.- После Фехтинга. А. Internodal piece of *Begonia discolor*. Вершиной вверх. В. То же самое с вершиной вниз. С. Internodal piece of *Heterocentron diversifolium*.,. Вершиной вверх. D, E. Кусочки листа *heterocentron diversifolium*. Вершиной вниз. F. То же самое с вершиной вверх. D, E, F. То же самое посажено в землю.

Была проведена серия экспериментов с междоузлиями нескольких растений, чтобы посмотреть, разовьются ли новые почки в отсутствие предварительно сформированных бутонов. Эксперименты были проведены для того, чтобы выяснить, будет ли такая же полярность, проявляемая более длинными кусочками, обнаружена и в междоузельных кусочках. У большинства растений части этого вида не образуют новых структур, но у *гетероцентрона диверсифолиума* междоузлие образует корни на своем базальном конце независимо от положения части (рис. 33, С). Листья на этих частях не появляются. С другой стороны, междоузлия *бегонии обесцвеченной* дает противоположный результат, как показано на рис. 33, А, В. В этом случае листовые почки появляются на вершине междоузлия (рис. 33, А), даже когда верхушечный конец направлен вниз (рис. 33, В). Из оснований новых побегов затем могут развиваться корни, как также показано на рисунке (рис. 33, В). Вехтинг приходит к выводу, что та же полярность, которая является характерной чертой более длинных кусочков, присутствует и в междоузлиях.

Нет необходимости полностью отделять части стебля, чтобы образовались корни у одного конца и побеги у другого. Если из куска вырезать кольцо, включающее слой камбия, как показано на рис. 32, С, то верхняя и нижняя части действуют независимо друг от друга, и каждая ведет себя как отдельная часть. Тот же результат может быть получен различными другими способами, например, простым надрезанием стебля с одной стороны или частичным отщеплением частей стебля (рис. 34, С).

Если вместо части стебля удалить часть корня, результаты будут следующими.^[31] Следует помнить, что прикорневой конец корня - это часть, расположенная ближе к стеблю, верхушка - это часть, расположенная ближе к верхушке корня. Если куски корня тополя, *Populus dilatata*, подвешивать вертикально (рис. 32, D) во влажной камере, на срезанных концах появляется покрытие из новых клеток - каллус. Из базального каллуса могут развиваться многочисленные листовые побеги. Из одного базального каллуса могут образоваться более сотни таких побегов от крупных корней. В некоторых случаях придаточные побеги могут также появляться со стороны корня около базального конца. Корни развиваются из каллуса над апикальным концом; реже с боков ближе к концу. Если подобный кусок корня подвесить верхушечным концом вверх, новые побеги вырастут, как и раньше, над базальным концом, который теперь обращен вниз.

Листья некоторых растений, как давно известно, способны давать новые побеги. Бегонии особенно хорошо подходят для экспериментов такого рода. Кусочек стебля листа, подвешенный во влажной атмосфере, дает корни у своего основания. В большинстве случаев противоположный конец стебля, т.е. ближайший к листу конец, разлагается и медленно отмирает по направлению к основанию. У основания, еще до того, как распад куска достигнет этой точки, могут появиться листовые почки, которые появляются чуть выше впервые сформированных корней. Когда эти новые побеги достигнут определенного размера, они могут пустить свои собственные корни у основания или вблизи него. Если, однако, часть листа оставить прикрепленной к стеблю (рис. 35, А), у прикорневого конца стебля появляются новые корни, а более поздние побеги отрастают вблизи места соединения листа и его стебля, в том месте, где отходят жилки листа. Эти побеги пускают собственные корни у основания, и корни также могут появиться на части стебля листа вблизи его соединения с пластинкой. Если вырезать часть средней жилки или любой крупной жилки листа, оставив по части пластинки с каждой стороны (рис. 35, В), и подвесить кусочек вертикально, на прикорневом конце жилки появятся корни, и в том же районе вырастет один или несколько побегов.

Листья *heterocentron* с прикрепленным стеблем, если их содержать в рассеянном свете, пускают корни вдоль стебля, особенно у прикорневого конца, но побеги не появляются даже через пять месяцев (рис. 35, С).

Эти эксперименты показывают, что листья не демонстрируют тех же полярных соотношений, которые демонстрируют кусочки стебля и корня. Вехтинг указывает, что результаты могут быть объяснены одним из двух способов. Стебель и корень, как правило, имеют неограниченный рост с вегетативной точкой на вершине. У листа рост ограничен. Его клетки образуют постоянную ткань, следовательно, лист не производит новое растение из своей внешней части. Вторая возможность заключается в следующем: это явление связано с симметричными отношениями, которыми обладают различные структуры. Стебель и корень симметричны в двух или более направлениях, лист, с другой стороны, представляет собой плоскую структуру с одной плоскостью симметрии, и даже симметрия в одной плоскости может отсутствовать. Если бы лист мог давать побеги на своей вершине и корни у своего основания из полулунного сосудисто-волокнистого пучка листа, то особь (лист) с ее единственной плоскостью симметрии давала бы побеги и корни, симметричные в двух плоскостях. Такой результат был бы настолько аномальным, что вполне можно усомниться в возможности его возникновения.^[32]

Позже Фехтинг попытался выяснить, будет ли то же соотношение, обнаруженное в листе, справедливо и для других органов, имеющих ограниченный рост. Он обнаружил, что такие структуры, как, например, шипы, образуют как побеги, так и корни у основания, как и листья.

Эти эксперименты Вехтинга по регенерации частей высших растений показывают, что часть обладает врожденной полярностью, или "силой", как иногда называет это Вехтинг (хотя он прямо заявляет, что не использует слово "сила" в его строгом физическом смысле). Из этого, конечно, не следует, что внешние условия также не могут влиять на регенерацию, но в тех экспериментах, в которых кусочки были свободно подвешены во влажной атмосфере, внешние факторы, насколько это возможно, исключены, так что влияние врожденных тенденций проявляется наиболее отчетливо. В другой серии экспериментов особенно изучалось влияние внешних условий на регенерацию. Проведенный Фехтингом анализ проблемы регенерации в высшей степени поучителен, поскольку показывает, как несколько факторов — одни внутренние, другие внешние — влияют на результат; и решить проблему можно только путем объединения различных экспериментов, проводимых таким образом, чтобы отделить один за другим действующие факторы.

Если кусочек молодого стебля *Salix viminalis* подвесить вертикально во влажном воздухе, опустив нижний конец в воду (на $\frac{3}{4}$ сантиметра), и оставить кусочек в темноте, результат в основном будет таким же, как при подвешивании аналогичных кусочков во влажном воздухе без контакта с водой. Корни возникают у основания, а побеги - у верхушки, независимо от того, какой конец находится в воде.

Если тот же эксперимент повторить на обычном воздухе, *т.е.* воздухе, не насыщенном водой, результат будет несколько иным. Если прутик подвешен вертикально, *верхушкой вверх*, на прикорневом конце, который находится в воде, вскоре появляются корни, но над водой они не развиваются. Небольшие выступы могут появиться над водой в тех местах, в которых могли бы развиваться корни, если бы кусок был окружен влажной атмосферой, но они не прорываются сквозь кору. Если затем кусок накрыть банкой, содержащей воздух, насыщенный влагой, эти выступы могут превратиться в корни. Таким образом, ясно, что сухость воздуха предотвратила их развитие.

Если подобную веточку подвесить (в воздухе) *вершиной вниз*, а нижним концом в воде, корневые выступы появляются сначала только вокруг основания, *т.е.* на верхнем конце. Под водой, на верхушечном конце, могут развиваться маленькие и слабые корешки, а могут даже и не появиться вовсе.

Эти результаты в основном согласуются с результатами, полученными при нахождении изделия во влажном воздухе, и свидетельствуют о внутренней полярности, которая является важным фактором регенерации. Результаты показывают, что у куска с прикорневым концом в воде, а остальной частью куска на воздухе тенденция к образованию корней над водой подавляется сухостью воздуха. Однако в перевернутом изделии с верхушкой в воде врожденная

тенденция к образованию корешков на прикорневом конце достаточно сильна, чтобы преодолеть эффект сухости воздуха, подавляющий их развитие. Обилие воды, поглощаемой верхушкой куска, делает возможным развитие корней в этих условиях, несмотря на сухость воздуха. ^[33]

Существует еще один фактор, связанный с погружением конца черенка в воду, который можно продемонстрировать, опустив более длинную часть конца под воду. Ни корни, если это прикорневой конец, ни листовые почки, если это верхушечный конец, не появляются на более глубоких частях погруженного конца. Это связано, по всей вероятности, с недостаточностью кислорода в воде, и в результате бутоны не развиваются.

Можно показать, что свет также оказывает влияние на регенерацию растений и что на одни растения он оказывает более сильное влияние, чем на другие. У некоторых растений корни развиваются только на той стороне стебля, которая менее освещена. У *Lepismium radicans*, например, придаточные корни образуются растением даже в сухом воздухе. Кусочки стебля могут давать корни либо на верхней, либо на нижней поверхности, в зависимости от того, какая сторона менее освещена. Кусок стебля этого растения, который хранился в темноте, образовал два корня, один сверху, а другой снизу, — следовательно, один против направления действия силы тяжести, а другой в направлении этого действия. Даже у кусков ивы, подвешенных во влажной атмосфере, корни развиваются лучше и по большей длине стебля на менее освещенной стороне.

Хотя может показаться, что эксперименты с кусочками молодых ивовых прутьев показывают, что гравитация не является фактором, регулирующим развитие новых частей, результаты показывают на самом деле только то, что преобладающее влияние оказывают внутренние факторы. С помощью другой серии экспериментов можно показать, что гравитация действительно оказывает влияние на производство новых деталей. Очевидно, что для проверки действия силы тяжести детали должны располагаться в разных положениях по отношению к вертикали. Если это будет сделано, то обнаружится, что в зависимости от угла наклона детали к вертикали получаются разные результаты. Если кусок подвешен во влажной атмосфере *верхушечным концом вверх*, то чем меньше угол, который кусок составляет с вертикалью, тем больше листовых почек, которые развиваются, ограничено верхней частью куска, и тем больше они развиваются со всех сторон верхнего конца; и наоборот, чем больше угол с вертикалью, *т.е.* чем ближе к горизонтали положение куска, тем больше листовых почек, которые развиваются, находится вдоль *верхней стороны* верхушечного конца (а также вокруг конца). Если заготовку поместить в горизонтальное положение, листовые почки развиваются не только вокруг верхушки, но и по всей длине верхней поверхности, однако лучше всего вблизи верхушечного конца.

Если подобные кусочки подвешивать наклонно, *базальным концом вверх*, получаются разные результаты. В предыдущем эксперименте полярность предмета и сила тяжести действуют вместе, в то время как в этом эксперименте их действие противоположно. Хотя результаты сильно различаются, все же обнаружено, что действие силы тяжести оказывает на результат меньшее влияние, чем внутренняя полярность, а влияние последней настолько больше, что действие силы тяжести едва заметно.

Влияние силы тяжести на корни проявляется не так заметно, как на листовые почки, однако Фехтинг обнаружил, что положение, в котором они появляются, зависит от положения куска относительно вертикали.

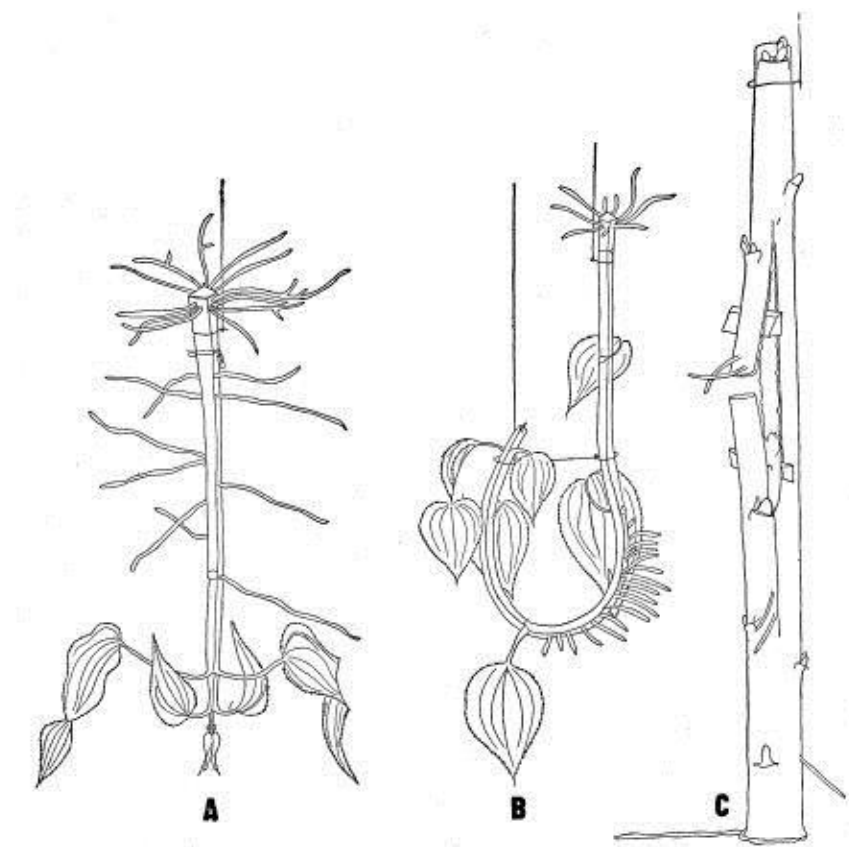


Рис. 34.- После Фехтинга. А. Конец части *гетероцентрального диверсифолия*. Вершиной вниз. В. Кусочек того же самого, согнутый и подвешенный “вогнутой стороной вверх”. С. Кусочек стебля *Salix viminalis*. Вершиной вверх. Часть бортика приподнята и вставлены два клинья.

В предыдущих случаях зачатки листовых почек и корней, вероятно, присутствовали в большинстве случаев, так что сила тяжести только пробуждает их к деятельности. В других формах, как, например, в гетероцентроне, можно показать, что гравитация может даже определять образование новых почек. Если части конца ветви, включая точку роста, подвешены вертикально, некоторые верхушечным концом вверх, другие базальным концом вверх (рис. 34, А), первые пускают корни только вокруг основания, но у последних корни появляются часто, не только у основания, но даже простираются вдоль стебля. Они появляются не только в узлах, где могут присутствовать предварительносформированные зачатки, но и в междоузлиях, где отсутствуют зачатки корней.

Стебли гетероцентрона, помещенные в горизонтальное положение, образуют круг корней вокруг основания, а позже, в нескольких случаях, корни из нижней поверхности стебля, как из узлов, так и из междоузлий; но эти корни меньше, чем те, что у основания. Те, что расположены вокруг основания, часто длиннее с нижней стороны, чем с верхней.

Фехтинг также изучал регенерацию кусочков корней тополя и вяза, подвешенных горизонтально во влажной камере. Из области камбия базального конца развивается каллус, и из него вырастает толстый пучок придаточных отростков. На *верхушечном конце* также может развиваться слабый каллус, из которого развиваются несколько корешков. В других случаях придаточные побеги образуются также из *верхушечного каллуса*, особенно с верхнего края каллуса. Результаты варьируются, но показывают, что иногда из апикального конца корня могут развиваться листовые побеги. Также необычно обнаружить, что, хотя кусочки корня очень легко дают новые листовые побеги, все же они часто не дают новых корней или дают только несколько, которые растут из верхушечного каллуса или по бокам вблизи этой области. Трудно показать, что гравитация оказывает какое-либо влияние на результат.

Фехтинг признает еще один вид влияния, определяющий положение новых органов на изделии. Если молодой растущий конец стебля *Heterocentron diversifolium* подвешивать на двух нитях в горизонтальном положении, концы загибаются вверх в результате отрицательного геотропизма куска. Новые корни появляются у основания заготовки, *а также на выпуклой стороне согнутой части стебля*, как показано на рис. 34, Б. Тот же результат можно получить, с усилием согнув веточку, а затем связав концы вместе, чтобы она оставалась в согнутом положении. Если кусок такого сорта подвешивают во влажной атмосфере с загнутой внутренней *вогнутой стороной, обращенной вверх*, на основании и на сгибе появляются корни, особенно на *нижней стороне*, как из узлов, так и из междоузлий. Если теперь, чтобы проверить, влияет ли сила тяжести на результат, подвесить следующий кусок так, чтобы внешняя *выпуклая сторона* согнутой части была повернута *вверх*, то обнаружится, что у многих кусочков образуются корни только у основания, а у других - также и у согнутой части стебля, но их меньше, чем в предыдущем эксперименте. Корни возникают по большей части на *нижней стороне* свода, и лишь немногие возникают из верхней части. Ясно, что гравитация также является одним из факторов, влияющих на результат. Листовые почки образуются на этих кусочках *вогнутой стороной, обращенной вверх*, только вблизи верхушки; редко одна может развиваться на нижней части прикорневого конца. На листьях с *вогнутой стороной, обращенной вниз*, листовые почки возникают по большей части на верхушке, но иногда они появляются на верхней части прикорневой ветви. Результаты обусловлены двумя факторами: гравитацией и внутренней "силой", которая, как предполагается, является результатом явления роста, происходящего в изогнутой части. Вехтинг предполагает, что в результате изгиба происходит процесс роста; "плазма поступает в эту область, и здесь легче происходит новое развитие". Вехтинг добавляет, что эта точка зрения не объясняет морфологический характер новых органов и что это должно быть вызвано совсем другими причинами. Я рискну предположить, что результаты могут найти более простое объяснение в результате изгиба, нарушающего натяжение протоплазмы, в результате чего две ветви детали действуют так, как если бы они были отделены друг от друга. Более полно эта идея будет развита в одной из последующих глав.

Сакс раскритиковал общий вывод Фехтинга относительно внутренних факторов, определяющих регенерацию части стебля растения. Он придает очень мало значения врожденной полярности кусочка и пытается объяснить результаты наличием в стебле определенных веществ такого рода, которые, накапливаясь в любом регионе, определяют тип происходящей регенерации. Сакс также предполагает, что сила тяжести действует на эти вещества таким образом, что корнеобразующие вещества текут вниз, а побегообразующие вещества - вверх. В кусочке стебля два формообразующих вещества, содержащиеся в нем, накапливаются на двух концах и определяют вид происходящей регенерации. Очевидно, что гипотеза Сакса не может объяснить метод регенерации перевернутого куска, подвешенного в вертикальном положении, поскольку корни появляются на верхнем конце, а побеги - на нижнем. Сакс объясняет это результатом предыдущего действия силы тяжести на предмет, в то время как предмет был частью дерева и стоял в вертикальном направлении. Он предполагает, что более длительное время действия силы тяжести на фигуру определило ее основные направления, так что это влияние проявляется в перевернутой фигуре, а не в действии силы тяжести на нее в ее новом положении. Эта концепция включает в себя совершенно иную идею, чем первоначальная, о формирующих субстанциях, текущих в определенных направлениях. Более того, Вехтинг соответствовал этой интерпретации, используя прутья плакучей ивы, которые свисают вниз с дерева. Если сила тяжести действовала на эти поникшие веточки так, как, по предположению Сакса, она может действовать, то мы должны ожидать, что, если точка зрения Сакса верна, на верхушечном конце куска веточки разовьются корни, а на прикорневом - листья, если кусок подвешен вертикально, его прикорневым концом (*т.е.* концом, изначально расположенным ближе к стволу дерева) вверх. Однако регенерация этих кусочков показывает, что они ведут себя так же, как и кусочки веток, которые всегда стояли вертикально на дереве. Таким образом, не может быть никаких сомнений в том, что различие

между основанием и верхушкой является выражением какого-то врожденного качества самого растения. То, что внешний фактор, гравитация, также является фактором регенерации частей, убедительно показано экспериментами Вехтинга и других, но в том, что здесь действуют и врожденные факторы, сомневаться не приходится. У многих животных мы находим свидетельства аналогичного различия между двумя концами куска, и мы говорим об этом различии между передним и задним концами куска как о его полярности. Какой может быть эта полярность, мы не знаем, и даже сомнительно, имеем ли мы право говорить о ней как о силе в том смысле, что разница в концах магнита является результатом действия магнитной силы. Вид полярности, проявляемый животными и растениями, по-видимому, не соответствует ни одной из так называемых сил, с которыми приходится иметь дело физику, но дальнейшее обсуждение этого вопроса будет отложено до следующей главы.

Предыдущий отчет о регенерации у некоторых высших растений показал, что их обычным методом регенерации является использование скрытых почек, которые присутствуют по бокам стебля, или придаточных почек, которые развиваются заново по бокам стебля. В некоторых случаях новые почки могут развиваться из новой ткани каллуса, которая образуется на срезанных концах, но в таких случаях новые побеги или новые корни намного меньше в диаметре, чем конец, из которого они возникают, и обычно на одном и том же каллусе развиваются несколько или много новых побегов. В этом отношении регенерация высших растений отличается от регенерации высших животных, ибо у последних новая часть возникает из всей поверхности среза. Это различие, без сомнения, связано с различиями в нормальном способе роста растений и животных, и объяснение этого роста, возможно, также дало бы объяснение способа регенерации. Нормальный способ роста высших растений происходит в основном за счет образования боковых почек, а также за счет терминального роста, и мы обнаруживаем, что регенерация в большинстве случаев происходит из тех же боковых почек или из других подобных почек, которые развиваются после отделения куска.

Иногда утверждается, что высшие растения не регенерируют на срезанных концах, *потому что* у них образуются бутоны по бокам. Это утверждение подразумевает, что существует своего рода антагонизм между регенерацией бутона на конце и развитием бутонов сбоку. Возможно, верно, что развитие скрытой почки сбоку может подавить тенденцию к образованию почки на конце, если такая тенденция существует; но если мы удаляем боковые, предварительно сформированные почки, новые развиваются по бокам, а не на конце. То, что не обязательно должен быть антагонизм между образованием почки или нескольких почек на конце, а также по бокам, показано в экспериментах Вехтинга с корнями тополя. У них листовые и корневые побеги развились как из каллуса над срезанным концом, так и сбоку от куска. Далее было показано, что, хотя часть междоузлия не образует новых листовых почек по бокам, она также не регенерирует новую верхушечную почку на конце.

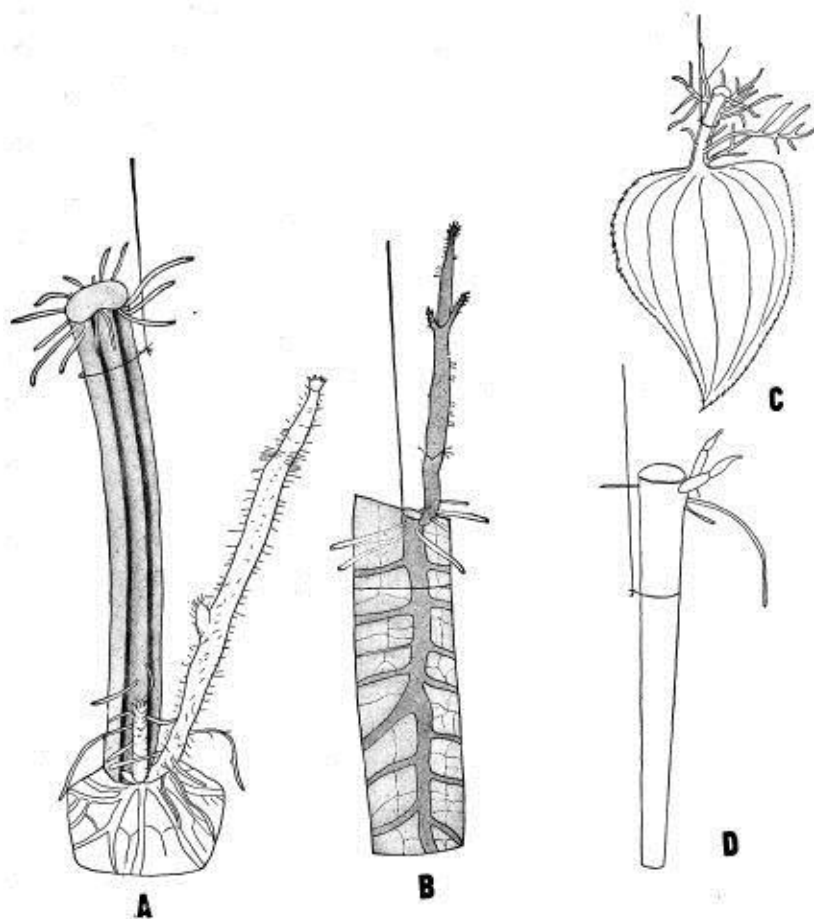


Рис. 35.—После Вехтинга. А. Листостебель *бегонии рекс* с частью пластинки. Подвешен основанием вверх. В. Кусочек пластинки того же листа. С. Лист *гетероцентрона диверсифолиума*. D. Стебель *бегонии обесцвеченный*.

Наиболее интересным фактом, связанным с регенерацией высших растений, является, как уже указывалось, то, что даже когда на конце среза образуется каллус и из этого каллуса происходит новый рост, образуется не одна конечная почка, а несколько отдельных почек. Часть не завершает себя, но дает новые почки, из которых образуются новые ветви. Объяснение этого способа регенерации у растений неизвестно. По-видимому, это связано с образованием с помощью почек всех новых структур. Почему это должно происходить, мы не знаем, и единственное предположение, которое напрашивается само по себе, заключается в том, что результат может быть каким-то образом связан с жесткими клеточными стенками у растений, которые затрудняют организацию больших площадей в новое целое. В результате новое развитие происходит в небольшой группе похожих клеток, которые расположены достаточно близко друг к другу, чтобы организовать в единое целое, несмотря на помехи, возникающие в клеточных стенках.

Фехтинг также изучал регенерацию кусочков печеночника, *Lunularia vulgaris*. Результаты уже частично были приведены в первой главе. Если взять поперечные части слоевища, то каждая из них образует новую почку на переднем или верхушечном конце (рис. 9, А, А1). Новая почка возникает на поверхности среза или очень близко к нему из группы клеток средней жилки, которая находится ближе к нижней стороне (рис. 9, А2). Почка дает начало новому слоевищу, которое вырастает из узкого основания в месте своего происхождения от старого куска. Если отрезать кусочек от слоевища в продольном направлении вдоль старой средней жилки, новая почка вырастет на переднем конце от средней жилки (рис. 9, В). Она появляется либо с передней поверхности среза у внутреннего края, либо с переднего конца внутреннего края, и в некоторых случаях появляются две новые почки, по одной в каждом из этих мест. Если кусочек удаляется с одной стороны средней жилки, он регенерирует не так быстро, как при наличии части средней жилки, но когда развивается новая почка, она возникает из передней части внутреннего края (рис.

9, B1). Если кусочек срезан далеко с одной стороны, может пройти много времени, прежде чем появится новый бутон. Эту разницу в скорости развития этих частей Фехтинг объясняет более простым характером клеток вблизи средней жилки.

Если отрезать косые кусочки с передней косой режущей кромкой, как показано на [рис. 9, C, C1](#), новая почка образуется вдоль передней поверхности. Если кусочек содержит часть старой средней жилки на своем внутреннем конце, из него вырастает новая почка ([рис. 9, C](#)), но если кусочек лежит сбоку от средней жилки, новая почка вырастает около переднего конца передней косой поверхности ([рис. 9, C1, C2](#)).

Ряд экспериментов, которые были проведены для того, чтобы определить, какую роль гравитация и свет могут играть в регенерации, дали почти отрицательные результаты. Регенерация, по-видимому, является результатом в значительной степени внутренних факторов.

Если часть слоевища разделить параллельно его поверхности, то из каждой из двух частей может образоваться новый слоевище, но оно гораздо легче образуется из нижней части. Если кусок последнего разрезать на мелкие кусочки размером не более половины кубического миллиметра или даже намного меньше, на каждом из них может образоваться новый слоевище.

Фехтинг также изучал регенерацию деталей с ограниченным ростом. Если срезать драгоценную коробочку, затем разделить ее на две или четыре части и положить их на влажный песок, то обнаружится, что вдоль *прикорневого* края среза появляются новые почки. Чтобы показать, что это не связано с появлением новой части на базальном конце из-за отсутствия другой поверхности разреза, у некоторых кусочков была отрезана апикальная часть. На этих кусочках с двумя свободными концами образовались новые бутоны только на прикорневых концах.

Половые органы лунолярий располагаются на верхушках прямостоячих репродуктивных ветвей с ограниченным ростом ([рис. 9, D](#)), которые позже несут спороносные ветви. Ветви имеют черешок и концевой диск. Если отрезать кусочки стебля, на них долгое время не образуется никаких новых частей, но в конечном итоге на каждой из них на базальной поверхности среза или недалеко от базального конца образуется новая почка ([рис. E1](#)). Если диск оставить прикрепленным к заготовке, результат будет таким же, как и раньше ([рис. D1](#)). Если используется скрученная часть стебля, новые почки могут развиваться у основания, а также *вблизи скрученной области*, как показано на [рис. 9, E1](#). Если кусочки стебля воткнуть в песок, некоторые верхушечным концом, другие прикорневым концом в песок, у первых образуются новые почки на верхнем прикорневом конце, у вторых - почки на стебле чуть выше поверхности песка. Части, которые сохраняют старый диск, будучи воткнутыми в песок ([рис. 9, D](#)), дают одну или несколько почек вдоль стебля над песком, часто на некотором расстоянии от него. Часть, зарытая в песок, по-видимому, не способна к развитию новых почек, и в результате они образуются в первой области прикорневой части стебля, где условия позволяют развиваться почкам.

Если диск целиком срезать со стебля и положить на влажный песок, на нем образуются придаточные почки в том месте, где был удален стебель. Бутоны также образуются у оснований лучей, отходящих от диска. Они возникают с нижней стороны лучей независимо от положения диска, *т.е.* Независимо от того, повернут он вверх или вниз. Если срезать лучи, у основания образуются новые почки ([рис. 9, F](#)), а если также срезать внешний кончик луча, новая почка все равно образуется у основания, как показано на [рис. 9, F1](#). Эти результаты на частях с ограниченным ростом во всех отношениях согласуются с результатами, полученными на цветковых растениях. Вехтинг считает, что во всех случаях это явление связано с ограниченным ростом частей. Гебель отвергает эту интерпретацию и считает, что результаты могут быть объяснены направлением движения формирующего или, по крайней мере, строительного материала. В пользу этой точки зрения он указывает, что у других печеночников полярность проявляется не в такой степени, как у *lunularia* (согласно Шостаковичу), а также что в очень старых кусках *marchantia*, как показал Вехтинг, полярность исчезает. В последнем случае притягивающее действие в вегетативной точке, к которой, как предполагается, стекается

строительный материал, менее сильное; и у более длинных кусков влияние апикальной области может не распространяться по всей длине слоевища. В пользу такой интерпретации он указывает, что у молодых проталлий осмунды придаточные побеги не появляются, но у более старых растений, которые стали длиннее, эти побеги могут появиться у основания, потому что на эту область больше не влияет верхушка, и, следовательно, на прикорневом конце может накапливаться строительный материал. Можно допустить, что идея Гебеля, возможно, верна, а именно. то, что верхушка, или апикальный конец куска, может оказывать некоторое влияние на предотвращение развития побегов у основания, но из этого не следует, что это влияние можно объяснить изъятием строительного материала из прикорневой части. Как я попытаюсь показать в одной из последующих глав, это влияние может иметь разную природу.

Прингстеймом и другими было обнаружено, что кусочки стебля мхов также могут давать новые растения, и это справедливо даже для кусочков стебля спорофора и стенки капсулы споры (рис. 10, A-D). В этом случае, однако, не образуется новое растение мха непосредственно из конца куска, но вырастают нити или протонемы, как показано на рис. 10, A, B, и из этих новых растений мха образуются так же, как и на обычной протонеме. Нити, отходящие от кусочка, вырастают из отдельных клеток в средней части стебля. Эти клетки менее дифференцированы и богаче протоплазмой, чем другие клетки ствола.

Проталлии некоторых папоротников, по словам Гебеля, восстанавливаются, если их разрезать надвое; по крайней мере, это верно для той части, которая содержит вегетативную точку. В куске без точки роста клетки очень слабо специализированы, и кусок может оставаться живым, но он не способен образовать новую точку роста. Сравнивая этот результат со способностью к регенерации, которой обладают низшие животные, Гебель заявляет^[34], что, поскольку у растения могут возникать новые органы без образования типичной формы растения, “следовательно, завершение роста листа, например, который был поврежден, было бы бесполезно для растения, в то время как у животных, у которых нет вегетативной точки, потеря органа является постоянным недостатком в случае, если удаленный орган не может быть регенерирован”. По-видимому, Гебель предполагает, что “объяснение” разницы в этих двух случаях зависит от полезности или непригодности акта регенерации!

Брефельд описал несколько случаев регенерации в пресс-формах. Из зигоспоры *Mucor mucedo* образуется зародышевая трубка, которая образует на своем конце одиночный спорангий. Если трубка разрушена или повреждена, из зигоспоры образуется вторая, а если она повреждена в третий раз, образуется новая трубка. Каждый раз спорангий становится меньше, чем в предыдущем случае.

Если спороносный стебель *Coprinus stercorearius* обрезать, конец отрастает и образует новый спорангий. Если отрезать кусочки стебля и поместить в питательную среду, на концах образуется новый мицелий, и из этого могут развиваться новые прямостоячие гифы. В первом случае срезанный конец регенерирует удаленную часть примерно таким же образом, как животное регенерирует на срезанном конце; во втором случае происходит возврат к стадии мицелия, как в случае с кусочком мха, который образует новую протонему. Если мицелий и протонема рассматриваются как эмбриональная стадия формирования половой формы, то в этих случаях происходит возврат к эмбриональной форме или способу развития.

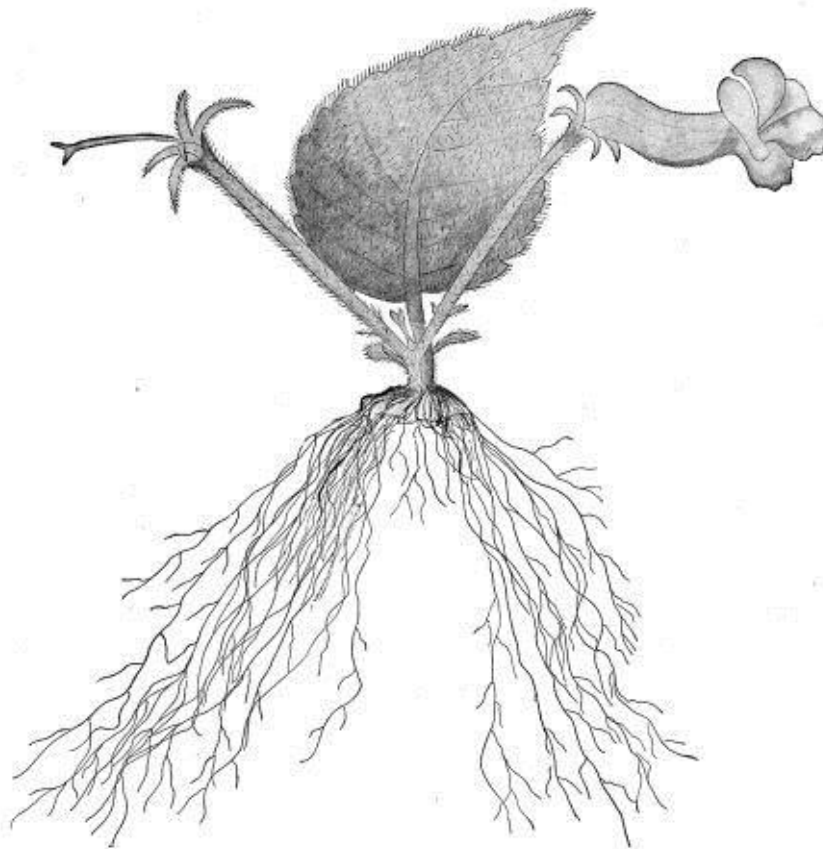


Рис. 36.- В честь Гебеля. *Ахименес Хаагеанский*. Обрезка листьев цветущего растения. Новое растение, регенерируя у основания листового стебля, сразу же дало цветок.

Одно из самых замечательных и важных открытий, связанных с регенерацией растений, состоит в том, что новые особи, которые развиваются из листьев, срезанных с определенных растений, различаются в зависимости от области старого растения, с которого был взят лист. Сакс обнаружил в 1893 году, что когда листья бегонии берут с цветущего растения, придаточные почки, которые развиваются из листьев, очень быстро дают новые цветы. Если листья взяты с растения, на котором еще не распустились цветы, то новое растение, которое развивается из листа, распускает цветы только по прошествии гораздо более длительного времени. Гебель повторил эксперимент с ахименесом и обнаружил, что новые растения, которые развиваются из листьев цветущей части стебля ([рис. 36](#)), дают цветы раньше, чем растения, которые развиваются из листьев у основания того же растения. У первых образуется, как правило, только один или два листа и цветонос; у вторых - большое количество листьев.

Сакс объясняет эти результаты наличием вещества, образующего цветки, которое, как предполагается, присутствует в листьях, когда растение вот-вот распустится. Предполагается, что этот материал воздействует на новое растение, которое развивается из листьев, и ускоряет его созревание. Гебель указывает, что результат также может быть объяснен тем фактом, что листья в зоне цветения могут быть беднее пищевыми материалами и, как следствие, придаточные бутоны, которые они образуют, слабее, и, как показал опыт в других случаях, ослабление тканей приводит к более быстрому образованию цветков. Тем не менее, Гебель склоняется к гипотезе Сакса о специфических или формирующих свойствах, не отрицая, однако, того, что существует также внутренняя полярность или “предрасположенность”, которая также проявляется в феномене регенерации. Но Гебель, по-видимому, считает, что феномен полярности “легче всего подвести под общую точку зрения посредством предположения Сакса о том, что существуют различные виды материалов, из которых изготавливаются разные органы. При нормальной жизнедеятельности растения побегообразующие вещества переносятся к точкам вегетации, в то время как корнеобразующие вещества направляются к растущим концам корней. В результате,

когда кусок отрывается и поток формирующих веществ прерывается, корнеобразующие вещества скапливаются у основания куска, а побегообразующие вещества - на верхушке. В листе поток всех формирующих веществ направлен к основанию листа, и именно в этой области возникают новые растения после удаления листа". Подтверждением этой точки зрения, по мнению Гебеля, являются следующие случаи. Некоторые однодольные растения редко дают семена, потому что вегетативные органы, луковицы, клубни и т.д., которые воспроизводят растение, оказывают более сильное притяжение на строительный материал, чем молодые семена.^[35] Линденмут показал на некоторых из этих форм, что на кусочках стебля вблизи основания образуются многочисленные луковички, потому что строительный материал движется к основанию. У *гиацинта восточного*, с другой стороны, луковички образуются в верхушечной части цветущего растения. У этого растения семена созревают нормально, предположительно из-за миграции питательных веществ к развивающимся семенам. Результаты во всех этих случаях, по мнению Гебеля, обусловлены направлением потока формирующих материалов и не могут быть объяснены как каким-либо образом связанные с ограниченным ростом детали.

Эти случаи, приведенные Гебелем, на мой взгляд, не совсем соответствуют сути дела; и они также не могут убедительно подтвердить вывод, который Гебель делает из них. Можно допустить, что крахмал накапливается в определенных частях растения, и если эти части удалить, то крахмал может накапливаться и в других частях, как показал Вехтинг ('87); но то, что перемещение этого крахмала к основанию может объяснить недостаточное развитие семян в определенных случаях, кажется мне невероятным или, по крайней мере, далеко не доказанным приведенными примерами. Можно допустить, что присутствие крахмала в определенной области может воздействовать на присутствующие там органы и определять их судьбу. Вехтинг показал на картофеле, что при удалении клубней осевые почки, особенно на прикорневых листьях, превращаются в клубнеподобные тела, но не следует упускать из виду, что сами клубни образуются из подземных столонов, которые возникают таким же образом, как и почки в пазухах листьев. Я думаю, было бы ошибочно делать вывод из этих случаев воздействия пищевых веществ на определенные регионы, что существуют формирующие вещества для всех органов растения, и что эти вещества мигрируют в разных направлениях и определяют природу части. Даже миграция таких веществ *в определенных направлениях в ткани* сама по себе нуждается в объяснении, поскольку эксперименты Вехтинга показали высокую вероятность того, что они не производятся веществами, находящимися вне растения. Кроме того, Вехтинг показал, что тенденция крахмала накапливаться в клубнях и формирование клубня являются отдельными явлениями.

Эта гипотеза о формирующих веществах, которой придерживаются такие способные ботаники, как Сакс и Гебель, требует, тем не менее, серьезного рассмотрения хотя бы по той причине, что, если она верна, она предлагает довольно простое объяснение многих явлений роста и регенерации. Я думаю, нам следует различать специфические или формирующие продукты и строительные или пищевые продукты. Под специфическими продуктами понимается особый вид вещества, которое, присутствуя в части, определяет природу части. Сакс предполагает, например, что листьями растения вырабатывается определенное вещество, которое транспортируется в вегетативную область произрастания (которая до сих пор производила только листья) и изменяет его рост таким образом, что образуются цветы. Гебель не посвящает себя полностью конкретным материалам такого рода, но говорит также о строительных материалах. Под строительным материалом мы можем понимать пищевой материал, который необходим для роста и из которого может быть изготовлена любая часть растения. Его присутствие в больших или меньших количествах может определить, какой должна стать конкретная деталь, но помимо этого он не оказывает никакого конкретного действия. Это означает, что наличие определенного количества пищевых веществ может определять, что будет производить данный регион, но не предполагается, что существуют разные виды пищевых материалов, которые соответствуют каждому виду структуры. Если бы таковые существовали, они не отличались бы от конкретных веществ, если только мы не хотим проводить тонкие различия без какой-либо фактической основы.

Гебель указывает, что есть свидетельства того, что большее или меньшее количество пищевых веществ, содержащихся в растении, часто определяет характер его роста, как, например, образование цветов при нехватке продовольствия и листы при избытке продовольствия. Это различие может объяснить эксперимент Сакса с листьями бегонии; и если это так, то нет необходимости предполагать, что растение вырабатывает особые цветочные вещества.

Есть еще одна точка зрения, которой, как мне кажется, слишком сильно пренебрегали, а именно. что производство пищевых продуктов само по себе является выражением изменений, происходящих в живых тканях, и если структура изменяется так, что она больше не производит те же вещества, это может привести к развитию различных видов органов. Разница в регенерации верхушечного и прикорневого листьев бегонии может быть связана с некоторой разницей в структуре протоплазмы. Большее или меньшее количество крахмала, образующегося в этих листьях, может быть лишь мерой результата, а не фактором, влияющим на него.

В этой же связи необходимо обсудить еще один вопрос. Некоторые ботаники предполагают, что у нормального растения скрытые побеги или почки вдоль стебля не развиваются до тех пор, пока растут верхушечные побеги, потому что последние расходуют весь пищевой материал, который доставляется в этот регион. Если уничтожить верхушечную почку, то боковые побеги распускаются, как предполагается, вследствие избытка поступающих к ним пищевых веществ. Я не верю, что это явление можно так легко объяснить. Если срезать часть растения, удалить листья, повесить ее во влажной камере и держать *в темноте*, то на верхушке начнут развиваться боковые почки. Если мы предположим, что кусочек не может развить какое-либо новое пищевое вещество в темноте, то в нем содержится точно такое же количество, как и в то время, когда он был частью растения, и все же этого количества достаточно для развития боковых почек. Более того, развиваются только более верхушечные почки; но если затем кусочек разрезать надвое, то верхушечные почки прикорневой части, которые оставались неразвитыми, теперь разовьются. Как это можно объяснить количеством пищевых веществ в куске? Если предположить, что у нормального растения питательные вещества поступают только к точкам роста, а почки находятся вне основного потока и, как следствие, не развиваются, то можно показать, что эта идея также не объясняет определенные результаты. Например, компания Vöchting обнаружила, что если сделать надрез *ниже* бутона и немного приподнять кусочек, содержащий бутон, от остальной части куска, оставаясь прикрепленным только к его переднему концу, бутон начнет развиваться. В этом случае условия исключают накопление пищевых веществ в куске, и почка удаляется еще дальше, чем вначале, от основного источника, но все же начинает развиваться.

Я думаю, мы обнаружим, что идея пищевых продуктов не в состоянии объяснить некоторые из простейших явлений, и хотя нет необходимости отрицать, что при определенных условиях присутствие или накопление пищевых материалов может привести к определенным результатам, все же такие пищевые продукты, по-видимому, играют очень второстепенную роль по сравнению с некоторыми другими внутренними или врожденными факторами.

ГЛАВА V

ВОЗМЕЩЕНИЕ УЩЕРБА И ОТВЕТСТВЕННОСТЬ За ПРИЧИНЕНИЕ ВРЕДА

СРЕДИ ЗООЛОГОВ широко распространено убеждение, что существует определенная связь между восприимчивостью животного к травмам и его способностью к регенерации. Также предполагается, что те отдельные части тела животного, которые более подвержены случайным повреждениям или нападениям врагов, являются частями, в которых регенерация развита лучше всего, и наоборот, что те части тела, которые редко или никогда не получают травм, не обладают способностью к регенерации.

Мы не только находим, что это убеждение подразумевается многими способами, но и обнаруживаем, что этой точки зрения определенно придерживаются несколько выдающихся авторов, а в некоторых случаях заходят так далеко, что предполагается, что сам процесс регенерации объясняется чувствительностью частей тела к повреждениям. Чтобы не показалось, что я преувеличил распространенность этого поверья, можно привести несколько примеров.

Реомюр в 1742 году указал, что регенерация особенно характерна для тех животных, тело которых подвержено разрушению или, как у дождевого червя, подвержено нападениям врагов. Бонне (1745) полагал, что такая связь существует, как только что было указано, и что животные, обладающие способностью к регенерации, были наделены микробами, предназначенными именно для этой цели. Далее он полагал, что в каждом животном, которое регенерирует, будет столько этих микробов, сколько раз оно может быть повреждено в течение своей естественной жизни. Дарвин в своей книге о *одомашниваемых животных и растениях* говорит: “В случае с теми животными, которых можно разрезать пополам или разрубить на куски, и каждый фрагмент которых воспроизводит целое, способность к повторному росту должна быть распределена по всему телу. Тем не менее, кажется, есть много правды во мнении, которого придерживается профессор Лессона^[36], что эта способность, как правило, является локализованной и специальной, служащей для замены частей, которые в высшей степени подвержены потере у каждого конкретного животного. Наиболее поразительным доводом в пользу этой точки зрения является то, что наземная саламандра, согласно Лессоне, не может воспроизводить утраченные части тела, в то время как другой вид того же рода, водная саламандра, обладает необычайной способностью к повторному росту, как мы только что видели; и у этого животного в высшей степени вероятно, что другие тритоны откусят его конечности, хвост, глаза и челюсти”.

Лэнг, ссылаясь на хрупкость хвостов ящериц, указывает, что это очень полезный признак, поскольку хищная птица, напавшая на ящерицу, хватается только последнюю часть животного, чтобы скрыться под укрытием; ящерица спасается, отламывая себе хвост. Ломкость хвоста, таким образом, является адаптивным признаком, закрепившимся в результате длительного наследования.

К этому примеру можно добавить пример некоторых наземных улиток Филиппинских островов. Особи рода *helicarion* живут на деревьях во влажных лесах, часто большими стаями. Они очень активны и с необычайной быстротой ползают по стволам и листьям деревьев. Семпер зафиксировал, что все наблюдаемые им виды обладают замечательной способностью отламывать хвост (лапку) сразу за панцирем, если за хвост грубо ухватиться. Совершаются судорожные движения до тех пор, пока хвост не оторвется, и улитка не упадет на землю, где ее скрывают листья. Семпер добавляет, что таким образом улитки часто убегали от него и от его коллекционеров, не оставляя после себя ничего, кроме своих хвостов. Считается, что хвост - наиболее заметная часть тела животного, и предполагается, что именно на него рептилия или птица нападет в первую очередь.^[37] Лэнг утверждает, что в этом случае внешние воздействия вызвали необычайно хорошо развитую чувствительность у животного, так что оно реагирует на внешний стимул, добровольно отбрасывая хвост. Конечно, было бы небольшим преимуществом иметь возможность отбросить хвост, если бы не существовало способности к регенерации

утраченного органа или если бы она не была приобретена одновременно с чрезвычайной чувствительностью, вызывающей такую реакцию. Лэнг, однако, прямо не заявляет, что, по его мнению, регенеративная способность возникла в результате воздействия на хвост ящерицы и хвост улитки повреждений, хотя он считает, что механизм, с помощью которого эти части отделяются, был приобретен таким образом. Однако несколько других авторов использовали эти же случаи для иллюстрации предполагаемого принципа ответственности за причинение вреда и возможности восстановления.

Вейсманн в своей книге о *зародышевой плазме* принял принцип связи между регенерацией и способностью к повреждению и продвинул его гораздо дальше, чем другие авторы. Таким образом, мы можем с наибольшей пользой провести тщательное изучение позиции Вейсмана. Его общую идею можно почерпнуть из следующей цитаты:^[38] “Более того, различия в способности к регенерации у *различных представителей одного и того же вида* также указывают на то, что адаптация является важным фактором в процессе. У протея, который в других отношениях обладает столь незначительной способностью к регенерации, жабры быстро отрастают снова, когда их отрезают. У ящериц эта сила опять же ограничена хвостом, и конечности не могут восстановиться. Однако у этих животных хвост, очевидно, гораздо более подвержен увечьям, чем конечности, которые, на самом деле, редко теряются, хотя иногда встречаются особи с обрубками ног. Физиологическая важность хвоста ящерицы заключается в том факте, что он предохраняет животное от полного уничтожения, поскольку преследователи обычно целятся в длинный волочащийся хвост,^[39] и, таким образом, животное часто убегает, поскольку хвост обламывается, когда его крепко хватают. Фактически, как первым указал Лейдиг, он специально приспособлен для отламывания, тела хвостовых позвонков, начиная с седьмого, снабжены особой плоскостью перелома, так что они легко разламываются надвое в поперечном направлении. Теперь, если эта способность к перелому обеспечивается особым расположением и модификацией частей хвоста, мы не будем делать слишком смелых выводов, если будем рассматривать регенеративную способность хвоста как *особую адаптацию, произведенную отбором, этой конкретной части тела, частая потеря которой в определенной мере предусмотрена*, а не как результат неизвестной “регенеративной способности”, которой обладает все животное. Такое расположение не было бы предусмотрено, если бы эта часть не имела никакого или лишь незначительного физиологического значения, как это имеет место у змей и челонийцев, хотя эти животные столь же высокоорганизованны, как ящерицы. Причина, по которой конечности ящериц не заменяются, я полагаю, связана с тем фактом, что этих животных редко хватают за ногу из-за их чрезвычайно быстрых движений”. Не обращая внимания на многочисленные случаи регенерации внутренних органов, которые были известны в течение нескольких лет, и основывая свой вывод на собственном небольшом, неубедительном эксперименте на легких нескольких саламандр, Вейсман делает вывод: “Следовательно, не существует такой вещи, как общая способность к регенерации; у каждого вида животных эта способность распределяется в соответствии с потребностью в регенерации рассматриваемой части; то есть степень, в которой она присутствует, в основном пропорциональна подверженности части повреждению”.

После того, как мы пришли к этому выводу, следующее признание является решающим разочарованием: “Однако возникает вопрос о том, является ли способность каждой части к регенерации результатом особого процесса адаптации, или же регенерация происходит как простой результат, который в некоторой степени непредвиден — физической природы животного. Некоторые заявления, которые были сделаны по этому поводу, по-видимому, вряд ли допускают какое-либо иное объяснение, кроме последнего”. Показав, что некоторые тритоны, содержащиеся в аквариумах, нападали друг на друга, “и несколько раз один из них хватал другого за нижнюю челюсть, дергал и кусал ее с такой силой, что она была бы оторвана, если бы я не разнимал животных”, ГИПЕРССЫЛКА \ 1 "Сноски_40_40" \ h об особом приспособлении конкретного органа, но существует и общая сила, которая принадлежит всему организму и в определенной степени воздействует на многие, а возможно, даже и на все части. Более того, благодаря этой

способности простые органы могут быть заменены, когда они не приспособлены специально для регенерации ”. Недоумение читателя, вызванное этим временным колебанием со стороны Вейсмана, вряд ли проясняется общим выводом, который следует на той же странице: “Следовательно, мы приходим к выводу, что общая способность всех частей к регенерации, возможно, была приобретена отбором у низших и более простых форм и что она постепенно уменьшалась в ходе филогенеза в соответствии с увеличением сложности организации; но что она, с другой стороны, может быть увеличена специальными избирательными процессами на каждой стадии ее вырождения, в случае определенных частей, которые не обладают способностью к регенерации”. являются физиологически важными и в то же время часто подвергаются потере”.

В той же главе есть определенные утверждения о фактах, которые неверны, а аргументация настолько расплывчата, что трудно сказать, что именно имеется в виду на самом деле. В качестве искажения факта я могу привести следующий случай: утверждается, что поясничная кость не обладает способностью к регенерации в боковом направлении, если ее разрезать надвое, и утверждается, что маленькое животное этой формы редко можно ранить сбоку, не разрезав животное полностью надвое. На самом деле, поясничная кость может регенерировать в поперечном направлении, и очень идеально, в чем может убедиться любой, кто потрудится провести эксперимент; но, конечно, если все животное разрезать вдоль пополам, части погибают, или если очень длинный кусок отколоть с одной стороны, оставшийся кусок обычно распадается. Однако, если передний конец разделен надвое на небольшом расстоянии или если кусок частично разделен надвое, половина, остающаяся в контакте с остальной частью куска, замыкается сбоку. Тот же результат наблюдается и у дождевого червя.

В качестве примера вольности выражения я могу процитировать следующее из Вейсмана: “Бесполезная или почти бесполезная рудиментарная часть часто может быть повреждена или оторвана , *не вызывая процессов отбора, которые произвели бы в ней способность к регенерации*. Хвост ящерицы, который очень подвержен повреждениям, снова регенерируется, потому что, как мы видели, он имеет большое значение для особи, и в случае потери его владелец оказывается в невыгодном положении ”. И в качестве примера расплывчатости заслуживает внимания следующее утверждение: “Наконец, сложность отдельных частей составляет третий фактор, связанный с регулированием регенеративной способности рассматриваемой части; ибо чем сложнее структура, тем дольше и энергичнее должен действовать процесс отбора, чтобы обеспечить механизм регенерации, который заключается в оснащении большого количества различных видов клеток дополнительными детерминантами, которые точно градуированы и регулируются в отношении их способности к размножению”.

Не пытаясь распутывать идеи, заключенные в этих предложениях, давайте скорее попытаемся составить общее представление о взглядах Вейсмана. В более поздней статье (1900), в ответ на некоторые критические замечания, он изложил свою позицию несколько более доходчиво. В следующем утверждении я попытался изложить существенную часть его гипотез: Вейсман считает, что процесс регенерации регулируется “естественным отбором”; фактически, он утверждает, что он возник в результате такого процесса у низших животных — поскольку они более подвержены травмам — и что он был утрачен у высших форм, за исключением тех случаев, когда из-за травмы он был сохранен в определенных частях. Таким образом, когда Вейсман говорит о регенерации как об адаптации организма к окружающей среде, мы должны понимать, что он имеет в виду, что эта адаптация является результатом действия естественного отбора. Мы должны быть настороже, чтобы не быть введенными в заблуждение утверждением, что, поскольку регенерация полезна для животного, она была приобретена естественным отбором, поскольку возможно, что регенерация может быть более или менее полезной, никоим образом не затрагивая идею о том, что естественный отбор является инициатором этой или любой другой адаптации. Следовательно, будет видно, что для того, чтобы встретиться с Вейсманом на его собственной почве, необходимо иметь четкое представление о связи регенерации с дарвиновским принципом естественного отбора. К специальной гипотезе Вейсмана о так называемом “механизме”, с

помощью которого становится возможной регенерация, мы здесь не имеем никакого отношения, но можем рассмотреть ее по существу в другой главе.

Чтобы иметь в своем распоряжении материал для обсуждения возможного влияния естественного отбора на регенерацию, давайте сначала рассмотрим факты, имеющие отношение к вопросу о подверженности частей повреждению и их способности к регенерации, и в этой связи заслуживают тщательного рассмотрения вопросы, касающиеся обновления частей, которые отбрасываются самими животными в ответ на внешний стимул. Сравнение регенерации этих частей с регенерацией других частей того же животного также дает важные данные. Кроме того, может быть проведено сравнение между различными частями одного и того же животного или между одинаковыми частями разных животных, живущих в сходных или непохожих условиях.

Известно лишь несколько случаев, когда проводилось систематическое исследование способности к регенерации различных частей тела одного и того же животного. Результаты Спалланцани показывают, что те саламандры, которые могут регенерировать свои передние лапы, могут регенерировать и задние. Таул, который исследовал в моей лаборатории регенерацию ряда американских тритонов и саламандр, обнаружил также, что и передние, и задние ноги регенерируются в одних и тех же формах. Хвост и внешние жабры у тритонов с жабрами также регенерируются. У тритона также было показано, что глаз регенерирует, если оставить часть луковицы. Бруссоне впервые показал (1786), что плавники рыб обладают способностью к регенерации, хотя, как ни странно, Фрейсс и Вейсман утверждают, что в плавниках рыб очень мало способности к регенерации. Я обнаружил, что плавники нескольких видов рыб, принадлежащих к совершенно разным семействам, регенерируют.^[41] У *Fundulus heteroclitus* Я обнаружил, что грудной, тазовый, хвостовой, анальный и спинной плавники обладают способностью к регенерации. У рептилий лапы не регенерируются, — по крайней мере, таких случаев не известно, — но у хвоста ящериц эта способность хорошо развита. У птиц ни крылья, ни лапы не регенерируются, но Фрейсс описал случай с аистом, у которого нижняя челюсть была отломана, а верхняя отрезана на одном уровне, и обе регенерировали. Бордаж зафиксировал регенерацию клюва у одомашненных бойцовых петухов (малайской породы) Маврикия. У млекопитающих ни ноги, ни хвост, ни челюсти не регенерируются, хотя некоторые внутренние органы, как описано в следующей главе, обладают обширной способностью к регенерации.

Наилучшая возможность изучить способность к регенерации в аналогичных органах одного и того же животного предоставляется у таких форм, как ракообразные, многоножки и насекомые, у которых внешние придатки повторяются в каждом или многих сегментах тела. У десятиногих ракообразных, включая креветок, омаров, раков, крабов-отшельников и т.д., регенерация происходит в ходячих конечностях всех исследованных форм, включая представителей многих родов и семейств. Я исследовал регенерацию придатков (рис. 37) рака-отшельника. У этого животного, которое живет в соответствующей раковине улитки, из раковины выступает только передняя часть тела. Выступающая часть покрыта твердой кутикулой, в то время как часть тела, покрытая панцирем, довольно мягкая. Из панциря выступают три пары ног. Первая пара с большими когтями

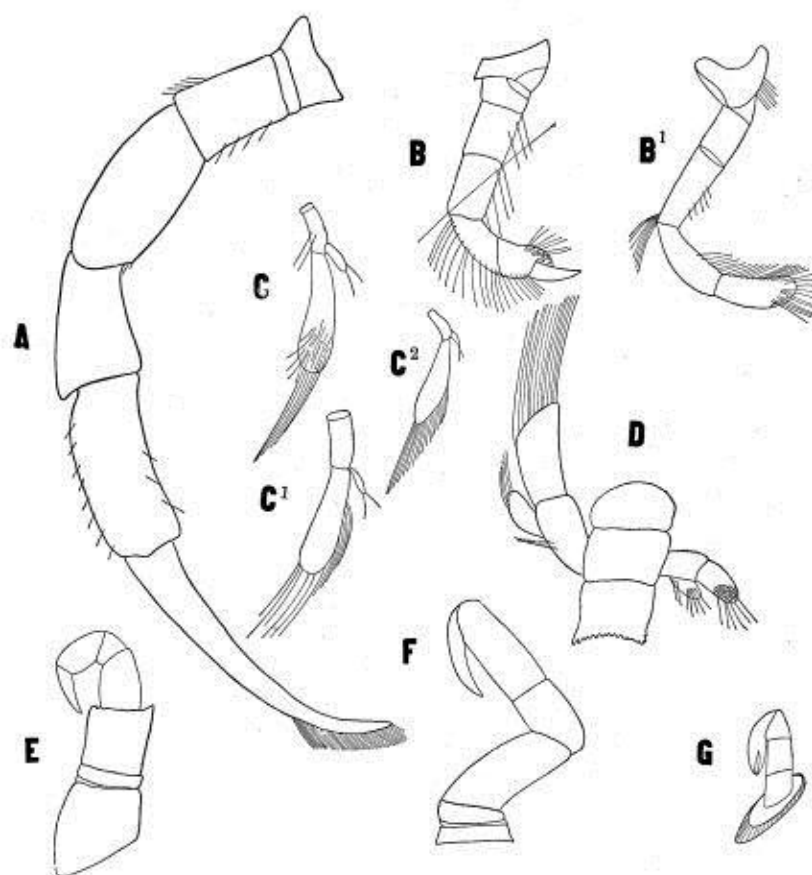


Рис. 37.—Придатки рака-отшельника (*Eupagurus longicarpus*). А. Третья ходячая нога. В. Предпоследняя грудная нога. В1. Последняя грудная нога. С, С1, С2. Три брюшных придатка самца. D. Тельсон и шестой сегмент с последней парой брюшных придатков. E. Регенерация новой ножки с конца разреза снаружи “ломающегося сустава”. F. Ножка, регенерирующая из разреза, сделанного внутри “ломающегося сустава”. G. Ножка, регенерирующая из разреза, сделанного очень близко к телу.

используются для добывания пищи, а также как органы нападения и защиты; вторая и третья пары используются для ходьбы. Следующие две пары, которые соответствуют двум последним парам ходячих ног крабов и ракообразных, маленькие и используются животным для удержания себя на панцире. Первые три пары ног имеют у основания устройство, называемое “ломающимся суставом”, с помощью которого нога сбрасывается в случае травмы. Последние две пары грудных ног сбросить невозможно. Первые три пары ног часто теряются в естественных условиях. При обследовании 188 человек я обнаружил, что 21 (или 11 процентов) человек потеряли одну или несколько ног. Если повреждена одна из первых трех ножек, за исключением наружного сегмента, она отсекается при переломе сустава, и новая ножка регенерирует из отломанного конца оставшейся культи. Новая нога не становится полноразмерной и малопригодна до тех пор, пока краб не линяет хотя бы один раз. Ножка отламывается так близко к телу, а часть внутри отламывающегося сустава так хорошо защищена основаниями других ног, что едва ли возможно, чтобы ножка могла быть оторвана внутри отламывающегося сустава, и, по наблюдениям, все крабы, которые восстанавливают свои ноги в естественных условиях, делают это из отламывающегося сустава. Однако, если с помощью маленьких ножниц ножку отрезать совсем рядом с телом, из обрезанного конца регенерирует новая ножка, даже если ножка отрезана у самого основания. Сломанный сустав надежно защитил бы от травм ту часть ноги, которая находится ближе к телу, и все же из этой внутренней части регенерируется новая нога. Более того, новая нога идеальна во всех отношениях, даже в том, что касается формирования нового сустава. В данном случае мы имеем демонстрацию того, что не должно быть никакой связи между восприимчивостью детали к повреждениям и ее способностью к регенерации.

То же самое можно показать и другим способом. Если крабу дать наркоз и отрезать ножку снаружи от отламывающегося сустава, она при этом не будет отброшена — нервная система, через действие которой происходит отламывание, временно выйдет из строя. После восстановления, хотя в большинстве случаев ножка отбрасывается, иногда ее сохраняют. В таких случаях обнаруживается, что с обрезанного конца восстанавливается отсутствующая часть. В этом случае мы также обнаруживаем, что регенерация происходит из той части ноги, которая никогда не сможет регенерировать при естественных обстоятельствах.

Третью и четвертую ноги рака-отшельника нельзя отбросить, но они обладают способностью к регенерации на любом уровне, на котором их можно отрезать. Они находятся в таком положении, что их редко можно поранить, и я никогда не обнаруживал их отсутствия или повреждения у крабов, пойманных в естественной среде обитания. Мягкое брюшко защищено панцирем улитки. В конце брюшка последняя пара брюшных придатков служит якорями для удержания краба в панцире. Эти придатки большие и очень твердые, и их редко можно повредить, если только не разорвать само брюшко, и при таких обстоятельствах краб погибает. Однако, если эти придатки отрезать, они прекрасно регенерируются, и после одной линьки их невозможно отличить от нормальных.

Более передние брюшные придатки присутствуют только с одной стороны взрослой особи, хотя они присутствуют с обеих сторон личинки, и, судя по сравнению с другими ракообразными, эти придатки полностью дегенерировали с одной стороны и стали рудиментарными у самца, даже с той стороны, на которой они присутствуют. Они тоже регенерируют, если их отрезать. У самки эти придатки используются для вынашивания яиц и, следовательно, полезны. Они также обладают аналогичной способностью к регенерации. Челюсти и верхнечелюстные отростки рака-отшельника также обладают способностью к регенерации, как и две пары антенн и глаза.

У других десятиногих ракообразных также было показано, что способность к регенерации придатков хорошо развита. Давно известно, что раки и омары способны восстанавливать утраченные части. У первой пары ног, или чел, у этих форм есть сустав для перелома, при котором ножку можно отбросить, однако у раков я видел, что если ножку отрезать внутри сустава для перелома, она регенерирует. Четыре пары ходячих ног не имеют ломающихся суставов, но в некоторых случаях могут быть отброшены на соответствующем уровне. Они регенерируют с этого уровня, а также ближе к телу и дальше за пределы этой области. Пшибрам недавно показал, что у ряда ракообразных происходит регенерация придатков, даже когда вся ножка удалена настолько полностью, насколько это возможно.

Ньюпорт показал, что многоножки могут регенерировать свои ножки, и известно, что некоторые формы обладают способностью отламывать ножки в определенной области у основания, если ножки повреждены, и я наблюдал на *щипцах* *Cermatia*, что это происходит даже тогда, когда животное бросают в убивающую жидкость. Ньюпорт ('44) также показал, что, когда у гусеницы отрезают ножки, новые регенерируют на стадии куколки. Давно известно^[42], что ноги богомола могут регенерировать, и Бордаж, который недавно исследовал этот вопрос более полно, показал, что в основании ноги присутствует разрывной сустав. Лапка таракана также регенерирует, образуя только четыре, вместо пяти, характерных сегментов.^[43]

Ряд авторов зафиксировали регенерацию ног у пауков.^[44] Шульц, который недавно более тщательно исследовал регенерацию ног у некоторых пауков, обнаружил, что нога обновляется, если ее отрезать на любом уровне. Чаще всего он удалял ногу по плюсневой кости, но также и по большеберцовой кости и, как правило, между двумя суставами. В некоторых случаях ножка была отрезана на уровне тазобедренной кости, на этом уровне обычно считается, что она потеряна в естественных условиях. Вагнер наблюдал в "тарантуле", что когда нога удаляется в любом другом месте, кроме тазобедренной сустава, животное подносит раненую ногу к своим челюстям и откусывает ее до тазобедренной сустава. В *Эпириде*, которую в основном использовал Шульц,

этого никогда не происходило. Однако он заметил, что даже при этих формах, когда ножка отрезана по тазобедренному суставу, она регенерирует лучше, чем

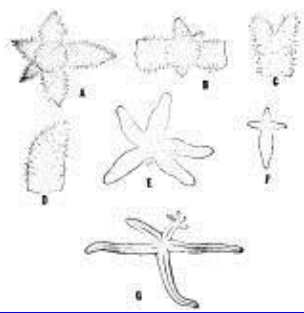


Рис. 38.—А-Г. После Кинга. А. Морская звезда с четырьмя руками, регенерирующими на разных уровнях. В. Три руки, регенерирующие из диска. С. Рука разделяется надвое, образуя две руки. D. Рука отсечена косо, регенерируя под прямым углом к поверхности разреза. E. Морская звезда разделяется между двумя руками, образуя две новые руки из расщепления. F. Рука с прикрепленным небольшим кусочком диска, регенерируя три новые руки. G. После П. и Ф. Сарасина Морская звезда (*Linckia multiformis*) с четырьмя новыми отростками, отходящими от конца одного отростка. Интерпретируется как новая морская звезда, но, вероятно, только с несколькими руками (см. Свыше).

при обрезке на любом другом уровне. Шульц утверждает, что мы видим здесь отличный пример того, как естественный отбор влияет на регенерацию, поскольку регенерация лучше всего происходит там, где нога чаще всего отламывается. С другой стороны, автор спешит добавить, что, поскольку регенерация также происходит при отсечении ноги на любом другом уровне, это показывает, что способность к регенерации характерна для всех частей организма, а не является *просто* феноменом адаптации, как считает Вайсман. Кажется крайне невероятным, что паук мог когда-либо потерять ногу в середине сегмента, *т.е.* между двумя суставами, поскольку сегменты твердые и крепкие, а суставы намного слабее; но, тем не менее, нога обладает способностью к регенерации также из середины сегмента, если ее отрезать в этой области.

По словам Шульца, формирование новой части происходит несколько иначе, когда нога ампутруется между двумя сегментами, чем при отсечении тазобедренной кости. В последнем случае из обрезанного конца последнего сегмента получается цельный стержень, который по мере удлинения несколько раз сгибается сам по себе. В стержне появляются швы, начинающиеся у основания. Ножка освобождается при следующей линьке. Если ножку отрезать ближе к дистальному концу, образуется стержень меньшего размера, который вытягивается прямо вперед или может быть собран в несколько складок. Однако он находится внутри последнего сегмента, поскольку поверхность, обнаженная при разрезе, быстро покрывается хитиновым покровом. Этот кусок выпускается на свободу при следующей линьке.

Леб обнаружил, что если тело пикногониды, *Phoxichilidium maxillare*, разрезать надвое, то на заднем конце передней половины регенерирует новый вырост, похожий на тело.

Не пытаясь описывать многочисленные случаи у червей и моллюсков, в которых нет очевидной связи между способностью части к регенерации и ее восприимчивостью к повреждениям, но где труднее доказать, что ее может и не быть, давайте перейдем к исследованию регенерации морской звезды. Со времен Реомюра было известно, что морские звезды обладают способностью регенерировать новые руки, если старые потеряны. Было заявлено, что у некоторых морских звезд рука сама по себе может произвести новую морскую звезду, — Геккель (78), П. и Р. Саразин (88), фон Мартенс (84) и Сарс (75), — но это было опровергнуто другими наблюдателями. У некоторых видов морских звезд отделенная рука не восстанавливается; но если часть, даже небольшой кусочек, диска оставить вместе с рукой, могут развиваться новый диск и руки (рис. 38, F). Когда рука *Asterias vulgaris* повреждается, она во многих случаях отщипывается у основания, и из оставшегося короткого обрубка вырастает новая рука. Когда эти морские звезды регенерируют новые руки в своей естественной среде обитания, новые руки почти всегда возникают из этой

области разрыва.^[45] Таким образом, Кинг обнаружил, что из 1914 особей *Asterias vulgaris*, собранных случайным образом, у 206, или 10,7%, была одна или более новых рук, и все они, кроме одной, возникли вблизи диска. У других видов, по-видимому, внешние части руки могут быть отломаны без того, чтобы остальная часть руки была отброшена. Кинг обнаружил, что у астерий регенерация происходит быстрее от основания, чем на более дистальном уровне. На первый взгляд может показаться, что более быстрая регенерация руки в том месте, в котором она обычно отбрасывается, может быть связана с более частой потерей ее в этой области — другими словами, что более быстрая регенерация была приобретена в области, в которой рука обычно отламывается. Такая интерпретация, однако, исключается тем фактом, что, как правило, чем ближе к основанию отрезана рука, тем быстрее происходит ее регенерация. Другими словами, более быстрая регенерация руки у основания — это лишь часть общего закона, который действует по всей руке. Если утверждение обратное и утверждается, что рука приобрела свойство отламываться у основания, потому что на этом уровне она восстанавливается быстрее, то важен следующий факт, зафиксированный Кингом, а именно, что, хотя рука регенерируется быстрее у основания, все же новая рука не получается быстрее таким способом, поскольку требуется произвести больше, и новая рука из основания может никогда не догнать ту, которая растет менее быстро с более дистальной поверхности разреза, но имеет более близкую цель для достижения.

Результаты нашего исследования показывают, что те формы, у которых могут быть повреждены определенные части тела, способны регенерировать не только эти части, но и в то же время другие части тела, которые не подвержены повреждению. Наиболее примечательный пример такого рода обнаружен у животных с переломами суставов. Мы обнаруживаем, что у этих форм регенерация происходит как проксимально, так и дистально от этой области. Если способность к регенерации связана с ответственностью детали перед повреждениями, то этот факт необъясним.

Возвращаясь теперь к вопросу о том, происходит ли регенерация у тех видов, которые подвержены повреждениям чаще или лучше, чем у других видов, мы обнаруживаем, что данные не очень полные или удовлетворительные для такого исследования. Нелегко установить, в какой степени различные животные подвержены травмам. Если мы перейдем к обзору основных групп животного мира, то сможем, по крайней мере, почерпнуть несколько интересных фактов в этой связи.

У простейших было обнаружено, что зародышевые фрагменты регенерируют во всех исследованных формах, включая *Amoeba*, *Dictyostelium*, *Thalassiosira*, *Paramecium*, *Stentor* и ряд других инфузорий с инфузориями.

Оскар Шмидт обнаружил, что кусочки губок могут давать образование новых особей, но насколько широко это происходит в группе, неизвестно. Известно, что у кишечнополостных многие формы регенерируют, и не исключено, что так или иначе этот процесс происходит во всей группе. Было обнаружено, что гидроидные формы, *Hydra*, *Tubularia*, *Physalia*, *Eudendrium*, *Antennularia*, *Hydractinia*, *Podocoryne* и др., медуза, *Gonionemus* и некоторые представители семейства *Thaumantidae*, регенерируют. Среди *Scyphozoa* регенерируют *Metridium*, *Cerianthus* и *Scyphistoma aurelia*, а медузы, принадлежащие к этой группе, обладают ограниченной регенеративной способностью.

У платодий мы обнаруживаем регенерацию всех исследованных к настоящему времени триклядов, включая планарии, *Phagocata*, *Dendrocladum* и наземный трикляд *Bipalium*. Было показано, что морские трикляды также регенерируют, но менее быстро и экстенсивно, в то время как морские поликляды обладают очень ограниченной способностью к регенерации. Регенерация трематод и цестод, насколько мне известно, не изучалась, равно как и нематоды не изучались с этой точки зрения.

Некоторые немертыне регенерируют, другие, похоже, не обладают такой способностью. Небольшая пресноводная форма тетрастеммы, которую я исследовал, не регенерировала, хотя некоторые кусочки, наполненные яйцами, оставались живыми в течение нескольких месяцев.

У кольчатых червей мы находим очень много регенерирующих форм — многие морские полихеты обладают этой способностью; регенерируют все изученные олигохеты; как наземные формы, такие как *lumbricus*, *allolobophora* и др., так и пресноводные формы, такие как *lumbriculus*, *pais*, *tubifex* и др.

У ракообразных придатки обладают способностью к регенерации у всех исследованных форм.

Известно, что несколько видов многоножек, а также ряд пауков восстанавливают свои ноги. Однако среди насекомых известно лишь несколько форм, обладающих такой способностью, — гусеницы, богомол и таракан. Подавляющее большинство насекомых в состоянии имаго, по-видимому, не способны к регенерации, хотя в нескольких случаях было обнаружено, что регенерация происходит.^[46]

У моллюсков регенерация головы происходит при определенных условиях. Спалланцани считал, что если отрезать всю голову целиком, то регенерируется новая. Этот вывод был опровергнут по меньшей мере одиннадцатью его современниками и подтвержден примерно десятью другими. Позже было обнаружено, что результат частично зависит от времени года и частично от вида улитки. Карьер, который совсем недавно исследовал этот вопрос, обнаружил, что даже при самых благоприятных условиях регенерация не происходит, если спайка пищеводного нерва полностью удаляется вместе с головкой, но если часть остается, развивается новая головка. Было заявлено, что новая ножка регенерирует у *helicarion*, и я обнаружил, что ножка регенерирует также у пресноводных улиток *physa*, *limnae* и *planorbis*. Если край раковины пластинчатого моллюска или улитки отломан, он обновляется мантией. Известно, что руки некоторых головоногих моллюсков регенерируют, особенно гектокотилизованная рука.

Было обнаружено, что во всех основных группах иглокожих, за одним возможным исключением, происходит регенерация. Вероятно, у всех морских звезд регенерируются руки, и даже если разрезать их на две или более частей, развиваются новые морские звезды. Криноиды восстанавливают утраченные руки и даже части диска, а также внутреннюю массу. Голотурианцы обладают очень замечательными способностями к регенерации. В некоторых формах регенерация происходит, если животных разрезать надвое или даже более чем на две части. Замечательный феномен потрошения, который имеет место у некоторых голотурий, если с ними грубо обращаться или содержать в неблагоприятных условиях, хорошо известен и был описан рядом авторов. Было даже высказано предположение, что голотуриец может спасти себя, предложив нападавшему свои внутренности! К несчастью для этого вида, было обнаружено, что внутренности невкусны, по крайней мере, для морских анемонов и рыб. Людвиг и Минчин предполагают, что удаление органов кювье, которые прикреплены к клоаке, является защитным актом, и, по словам последнего автора, если зайти слишком далеко, внутренние органы также могут быть потеряны. Голотурианцы обладают замечательными способностями к восстановлению сил и могут регенерировать новые внутренние органы за очень короткое время. Морские ежи, возможно, составляют исключение в этой группе, поскольку нет записей об их способности к регенерации, но, без сомнения, это связано с тем, что они не были исследованы так полно, как другие формы.

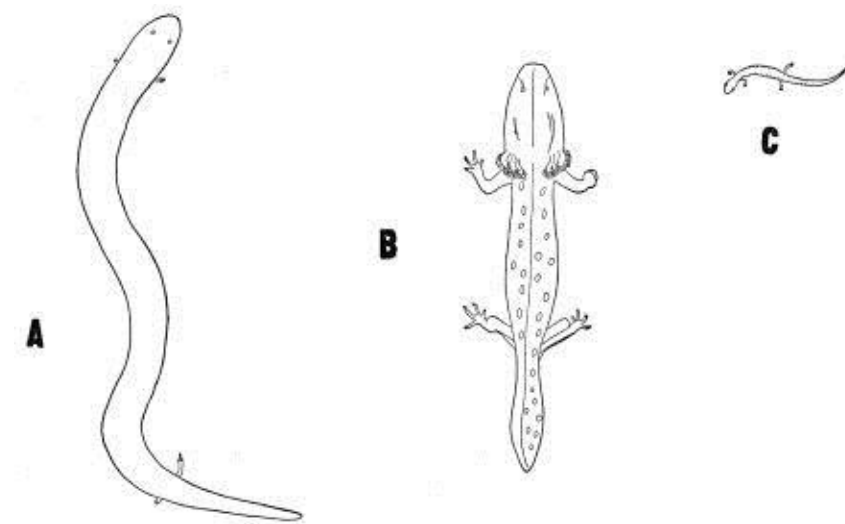


Рис. 39.—A. *Amphiuma* означает регенерирующую левую переднюю и заднюю лапы. B. *Necturus maculatus* с началом регенерации правой передней лапы через восемь месяцев. C. *Plethodon cinereus*. A, B, C. Нарисованы в том же масштабе.

У позвоночных низшие формы - amphioxus, petromyzon и акулы - не изучались на предмет их регенеративной способности. Известно, что у костистых рыб регенерируются плавники ряда форм. Вероятно, это происходит у большинства представителей группы.

У земноводных мы находим большое количество форм, которые регенерируют свои конечности, хвост и другие части тела, но у определенных форм проявляются ограничения. Часто описывалась быстрая регенерация ножек у более мелких уроделей. У более крупных форм это происходит медленнее, по крайней мере, у крупных форм с большими ножками. У proteus регенерация может длиться более полутора лет, а у necturus для создания новой конечности требуется более года, по крайней мере, у животных, содержащихся в неволе. У крупной формы amphiuma, имеющей чрезвычайно маленькие ножки, регенерация происходит гораздо быстрее, чем у такой формы, как necturus, имеющей гораздо более крупные ножки (рис. 39).

У амфиумы лапы не используются животным в качестве органов передвижения, поскольку они слишком малы и слабы, чтобы поддерживать тяжелое тело. Животное может двигать ими так же, как двигаются ноги у других форм, и все же они бесполезны для прогрессирования. Шрайбер утверждает, что регенерация ног у мраморного тритона относительно незначительна по сравнению с другими формами. Фрейсс также обнаружил при этой форме, что ампутированная нога больше не отрастает, образуется только деформированная культя. Говорят, что хвост также регенерируется лишь в незначительной степени, но, насколько я знаю, в жизни этой формы нет ничего особенного, что делало бы ее менее подверженной травмам, чем других крупных уроделей.^[47] Вайсман приводит случай proteus, который, как говорят, также регенерирует хуже, чем другие формы. Он обитает в пещерах Карниолы, где мало других животных, которые могли бы напасть или ранить его, и этому иммунитету приписывают отсутствие способности к регенерации; тем не менее, Гете утверждает, что он наблюдал регенерирующую ногу в этой форме, но процесс не был завершен через полтора года. У нектурса, который никак не защищен, регенерация также происходит медленно. Лягушки не способны регенерировать свои конечности, хотя иногда они теряются, но личинка головастика может регенерировать, по крайней мере, свои задние конечности. У ящериц хвост регенерируется, но в настоящее время мы не знаем о какой-либо связи между этим заболеванием и склонностью определенных форм к травмам. Черепахи и змеи не регенерируют свои хвосты. Я не знаю ни о каких наблюдениях за крокодилами.

Предполагается, что у птиц ноги и крылья не обладают способностью к регенерации,^[48] но в двух формах^[49] по крайней мере, было обнаружено, что клюв обладает замечательной способностью к регенерации. Есть несколько весьма сомнительных наблюдений относительно регенерации у человека лишних пальцев, которые были отрезаны.^[50]

К этим примерам можно было бы добавить другие из приведенных групп, а также примеры, взятые из меньших групп животного царства, но, я думаю, приведенных будет достаточно, чтобы показать, что способность к регенерации характерна для целых групп, а не для отдельных видов. Когда происходят исключения, мы не считаем их формами, которые явно защищены, но отсутствие регенерации скорее может быть объяснено какой-то особенностью в строении животного. Если принять это во внимание, а также тот факт, что защищенные и незащищенные части тела одного и того же животного регенерируются одинаково хорошо, то, я думаю, появятся веские доводы в пользу мнения, что нет необходимой связи между регенерацией и ответственностью за причинение вреда здоровью. Поэтому мы можем оставить эту сторону вопроса и обратить наше внимание на другое соображение.

Будет безоговорочно признано, что право замены утраченных частей полезно животному, которое им обладает, особенно если животное может получить травму. О случаях полезности такого рода обычно говорят как об адаптации. Наиболее примечательным фактом в связи с этими адаптивными реакциями является то, что они имеют место, по крайней мере в некоторых случаях, в тех частях тела, где они никогда не могли или, самое большее, очень редко имели место раньше, и регенерация столь же совершенна, как и при регенерации частей, подверженных повреждениям. Другим важным фактом является то, что у некоторых форм регенерация происходит настолько медленно, что, если бы конкуренция между животными была очень острой, те, у кого отсутствуют ноги, или глаза, или хвосты, несомненно, уступили бы; тем не менее, если их защитить, они не перестают регенерировать. Следовательно, если животное может существовать в течение длительного периода, который должен пройти до регенерации утраченной части, мы не можем предполагать, что наличие части имеет жизненно важное значение для животного, и, следовательно, его способность к регенерации вряд ли может быть описана как результат “битвы за существование”, и без этого принципа “естественный отбор” бессилён добиться предполагаемого результата.

Чрезвычайно важно отметить, что, по крайней мере, в некоторых случаях регенерация не является адаптивной. Это проявляется в случае, когда новая голова регенерирует на заднем конце старой у *Planaria lugubris*, или когда хвост развивается на переднем конце задней части дождевого червя, или когда на месте глаза у нескольких ракообразных развивается антенна. Если мы признаем, что эти результаты обусловлены некоторыми внутренними законами организма и не имеют ничего общего с отношением организма к его окружению, не можем ли мы применить тот же принцип к другим случаям регенерации, в которых результат полезен?

Дарвиновская доктрина полезности настолько прочно удерживает власть над мыслями тех, кто обучался в этой школе, что всякий раз, когда удастся показать, что структура или функция полезны животному, это без дальнейших вопросов утверждается как результат смертельной борьбы за существование. Ряд авторов, убедившись, что процесс регенерации полезен для животного, немедленно предположили, что, следовательно, он должен был быть приобретен путем естественного отбора. В качестве примера приводили Вайсмана, но он ни в коем случае не одинок в том, что придерживается такой позиции. Было бы совершенно неуместно вступать здесь в обсуждение дарвиновской теории, но, возможно, стоит рассмотреть ее в связи с проблемой регенерации.

Мы могли бы рассмотреть проблему каждого вида, который, по нашему мнению, способен к регенерации; или, если мы находим это слишком узким полем для нашего воображения, мы могли бы считать, что процесс регенерации был “приобретен отбором у низших и более простых форм”, и проследить его последующий прогресс по мере того, как он уменьшался в ходе филогенеза “в соответствии с увеличением сложности организации” или с уменьшением подверженности травмам. Рискаю принять более узкую точку зрения, я ограничу обсуждение возможностью приобретения или даже усиления регенерации в процессе естественного отбора у любого конкретного вида.

Возможность регенерации может возникнуть только в том случае, если деталь будет удалена случайно или иным образом. Согласно теории Дарвина, мы должны предположить, что из всех особей каждого поколения, получивших травмы *в точно такой же части тела*, выжили только те, которые оставили больше регенерировавшего потомства. Для того чтобы мог иметь место отбор, необходимо предположить, что среди этих особей, поврежденных *в точно такой же области*, регенерация у одних форм протекала лучше, чем у других, и что это различие является или может быть решающим в конкуренции форм друг с другом. Теория не исследует происхождение этого различия между особями, но основывается на предположении об индивидуальных различиях в способности к регенерации и предполагает, что эти различия могут быть увеличены за счет выживания и инбридинга успешных особей; *т.е.* предполагается, что благодаря такому отбору посредством конкуренции в каждом поколении особей, которые лучше всего регенерируют, процесс будет все более и более совершенным у потомков, пока, наконец, каждая часть не *приобретет* способность к полной регенерации.

В этом аргументе так много допущений и так много возможностей, которые должны быть реализованы для того, чтобы последовал результат, что, даже если бы предположения были правильными, можно было бы все еще оставаться скептиком в отношении возможностей, которые когда-либо станут реальностью. Если мы рассмотрим несколько более подробно условия, необходимые для осуществления этого предполагаемого процесса, мы найдем достаточно оснований для сомнений и даже, я думаю, для отрицания того, что результаты когда-либо могли быть достигнуты таким образом.

Во-первых, предположение о том, что регенерация органа может быть объяснена как результат отбора тех индивидуальных вариаций, которые являются несколько более совершенными, основывается на том основании, что такие вариации имеют место, поскольку само повреждение, действующее как стимул, не должно оказывать какого-либо прямого влияния на результат, *т.е.* в лучшую или худшую сторону. Все, на что претендует естественный отбор, - это создание полной силы регенерации путем отбора наиболее успешных результатов в правильном направлении. В конце концов, это действительно восходит к предположению, что ткань сама по себе обладает способностью к более полной регенерации у одних людей, чем у других. Именно это различие, если бы можно было доказать его существование, и является научной проблемой. Но даже если оставить эту критику в стороне, поскольку она широко признана, будет ясно, что во многих случаях большинство менее полных стадий регенерации, которые, как предполагается, происходят в филетическом ряду, могут быть в каждом конкретном случае очень малоприспособлены для индивидуума. Это только законченный орган, который может быть использован; следовательно, сама основа аргументации рушится. Построение полной регенерации путем медленных шагов, которые не могут быть решающими в битве за существование, - это не тот процесс, который может быть объяснен теорией.

Есть еще одно не менее важное соображение. Предполагается, что те особи, которые регенерируют лучше, чем те, которые этого не делают, выживают или, по крайней мере, имеют больше потомков; но не следует упускать из виду, что особи, которые не пострадали (а они будут принадлежать к обоим вышеупомянутым классам), находятся даже в лучшем положении, чем те, которые были ранены и регенерировали лишь частично. Неповрежденные формы, даже если бы они не вытеснили регенерирующие, что они должны были бы сделать согласно гипотезе, все равно скрещивались бы с ними и тем самым вернули бы к среднему уровню способность организма к регенерации. Здесь мы затрагиваем фатальное возражение против теории естественного отбора, которое сам Дарвин признал в более поздних изданиях *Происхождения видов*, а именно, что если значительное число особей в каждом поколении не будет демонстрировать одинаковую вариативность, результат будет утрачен из-за подавляющего эффекта скрещивания. Если это допустить, отбору остается очень мало что сделать, кроме как отсеять нескольких неудачливых конкурентов, и если те же причины, которые привели к появлению новой вариации в больших

масштабах, будут продолжать действовать, это само по себе приведет к результату, и вряд ли кажется необходимым выдвигать другую и сомнительную гипотезу.

Наконец, можно выдвинуть еще одно возражение, которое само по себе является фатальным для теории. Мы обнаруживаем, что процесс регенерации происходит не только в нескольких уязвимых точках, но и в огромном количестве регионов, и в каждом случае восстанавливается только недостающая часть. Нога саламандры может регенерироваться на любом уровне, на котором она может быть отрезана. Нога краба также регенерируется на большом количестве различных уровней, и, по-видимому, это справедливо для всех различных придатков. Если бы этот результат был достигнут в результате естественного отбора, какой обширный процесс отбора должен был бы иметь место у каждого вида! Более того, поскольку регенерация может быть полной на каждом уровне и в каждой придатке, независимо от того, более ли одна область подвержена повреждению, чем другая, мы не находим в самих фактических фактах ничего, что могло бы предложить или поддержать такую точку зрения.

Если, оставив взрослый организм, мы рассмотрим факты, касающиеся регенерации эмбриона, мы снова обнаружим непреодолимые возражения против точки зрения, что процесс регенерации мог быть вызван естественным отбором. Развитие целых эмбрионов из каждого из первых двух или первых четырех бластомеров вряд ли можно объяснить процессом естественного отбора, и это особенно очевидно в тех случаях, когда два бластомера могут быть разделены только сложной операцией и совершенно искусственными средствами. Если целый эмбрион может развиваться из изолированного бластомера или из части эмбриона без того, чтобы этот процесс был приобретен естественным отбором, зачем применять последнюю интерпретацию к завершению формирования взрослого организма?

Несколько авторов, пишущих на тему регенерации в связи с процессом аутоотомии (или рефлекторным отбрасыванием определенных частей тела), как мне кажется, напрасно перепутали вопрос о происхождении этого механизма с силой регенерации. Если окажется верным, что в большинстве случаев часть отбрасывается в том регионе, в котором регенерация протекает с наибольшей выгодой, то из этого вовсе не следует, что регенерация протекает здесь лучше, чем где-либо еще, потому что в этом регионе чаще всего происходил процесс отбора. Феномен регенерации в руке морской звезды, который был описан на предыдущей странице, показывает, насколько бесполезен аргумент такого рода. Если, с другой стороны, предполагается, что аутоотомия была произведена в той части тела, где регенерация протекает с наибольшей пользой, то наша проблема связана вовсе не с процессом регенерации, а с происхождением аутоотомии. Если попытаться объяснить этот результат также как результат процесса естественного отбора, действующего на индивидуальные вариации, многие критические замечания, выдвинутые на предыдущих страницах против предполагаемого действия этой теории в случае регенерации, также могут быть легко применены к случаю аутоотомии. В главе VIII, где рассматриваются теории аутоотомии, эта проблема будет рассмотрена более полно.

ГЛАВА VI

РЕГЕНЕРАЦИЯ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ. ГИПЕРТРОФИЯ. АТРОФИЯ

Она является более или менее произвольным и говорить о Внутренний в отличие от внешнего органов, поскольку последние содержат внутренних частей; но это различие, для наших нынешних целей, является полезным, особенно, в отношении вопроса о регенерации и ответственности травмы. В этой связи мы сочтем особенно поучительным рассмотреть те случаи регенерации внутренних органов, которые не могут быть повреждены в естественных условиях без уничтожения самого животного. Можно привести иллюстрацию этого. Печень, или почка, или мозг позвоночного редко могут подвергнуться случайному повреждению без гибели всего животного, хотя, конечно, болезни различного рода могут поражать эти органы без гибели животного, но случаи последнего рода встречаются нечасто.

Эксперименты Понфика (90-е гг.) по регенерации печени у собак и кроликов дали наиболее поразительные результаты. Понфик обнаружил, что после удаления четвертой, или половины, или даже, при нескольких успешных операциях, трех четвертей печени, в течение четырех или пяти недель объем оставшейся части увеличивался и в самом крайнем случае в три раза превышал объем части, которая была оставлена в организме. Было обнаружено, что первые изменения начались уже через тридцать часов после операции, когда клетки печени начали делиться. Максимальное количество делящихся клеток было обнаружено примерно на седьмой день, а затем уменьшилось с двадцатого по двадцать пятый день, но клетки были обнаружены делящимися даже на тридцатый день. Эти делящиеся клетки появлялись повсюду в печени и были не более обильны по краям разреза, чем в других местах. Как следствие, происходит увеличение объема печени, а не замена удаляемой части. Увеличение происходит в клетках старой части печени, дольки увеличиваются в два, три или даже в четыре раза по сравнению с их прежним размером. Новые дольки печени, по-видимому, не образуются. Старые каналцы печени также становятся больше из-за увеличения количества их клеток. Поскольку изменение происходит в старой части и связано с увеличением размеров долек, трубочек и т.д., об этом процессе говорят скорее как о гипертрофии, чем о регенерации.

Крец обнаружил случай, когда вся паренхима печени, по-видимому, была разрушена, предположительно ядом какого-то микроорганизма, а позже произошла регенерация ткани. Если этот вывод верен, это показывает, что иногда внутренний орган может столкнуться с травмой, которая непосредственно не разрушает остальную часть тела, и животное может выжить.

Регенерация слюнной железы кролика, описанная Рибертом, является еще одним примером внутреннего органа, который редко может быть поврежден, и все же может быть заменен после искусственного удаления. Вейсман (93-й год) записал эксперимент, в ходе которого у тритона была отрезана половина легкого. Через четырнадцать месяцев легкое не восстановилось у четырех человек, а у одного “было сомнительно, что рост легкого не произошел, но даже в этом случае оно не восстановило свою длинную, заостренную форму”.

О регенерации глаза у тритона впервые сообщил Боннет. Правый глаз был частично вырезан, и через два месяца он полностью восстановился. Блюменбах в 1784 году удалил переднюю часть луковицы глаза “*Lacerta lacustris*”. Через шесть месяцев появилась луковица меньшего размера. Филлипо (Phillipeaux, 80) обнаружил, что если глаз водной саламандры не удалялся полностью, регенерировался новый глаз; но если глаз был полностью удален, новый глаз не появлялся. Колуччи в 1885 году описал регенерацию хрусталика глаза тритона по краю зрительной чашечки. Вольф позже, независимо, обнаружил тот же факт, и он был совсем недавно подтвержден Э. Мюллером ('96), В. Кохсом ('97), П. Ротигом ('98) и Альфредом Фишелем ('98). Наиболее важной частью этого открытия является то, что новый хрусталик развивается из края зрительной чашечки, а не из внешней эктодермы, как это происходит у эмбриона. Этот результат будет более подробно

обсужден в одной из последующих глав. В данном случае весьма вероятно, что регенерация не имеет никакой связи с восприимчивостью глаза к повреждениям, поскольку из большого числа обследованных саламандр ни у одной не было обнаружено поврежденного глаза. Положение глаза таково, что оно хорошо защищено от внешних повреждений, а прочная роговица, покрывающая его внешнюю поверхность, также дополнительно защитит его от случайных травм. Когда мы вспоминаем высокую степень структурной сложности глаза, его способность к регенерации, если оставить только часть луковицы, и его способность заменять хрусталик, если его удалить, безусловно, являются очень примечательными фактами. Я думаю, что мы находим здесь превосходное опровержение некорректности общего предположения о связи между восстановлением и ответственностью за причинение вреда. Более того, поскольку нет никаких доказательств того, что глаза этих животных когда-либо подвергались болезням, вызываемым бактериями, и много свидетельств того, что они не так сильно повреждены, мы еще больше подтверждаем наш общий вывод.

Давно известно, что даже у человека хрусталик глаза иногда регенерируется после его удаления. Предполагалось, что регенерация происходит из старой капсулы хрусталика или, возможно, из кусочка хрусталика, оставшегося после операции; но каким бы ни было его происхождение, факт его регенерации у человека, а также у других млекопитающих, представляет определенный интерес в этой связи.

Подвиссозки ('86) обнаружил, что регенерация может происходить в почках некоторых млекопитающих, лучше всего у крысы, медленнее у кролика. Восстановление утраченной части происходит сначала путем замены эпителия. Затем старые каналы могут проталкиваться в соединительную ткань, которая накапливается в новой части, но при этом не происходит нового образования каналов или клубочков. Согласно Подвиссозки, регенерация почки менее полная, чем регенерация любой другой железы. Пейперс повторно исследовал этот вопрос, и его результаты в основном согласуются с только что приведенными. Кроме того, он обнаруживает, что новые каналы могут прорасти из старых в новую часть.

Подвиссозки и Рибберт (97) обнаружили, что слюнная железа обладает замечательной способностью к регенерации. Рибберт удалил половину (или даже больше) слюнной железы кролика. В течение двух-трех недель на поверхности разреза образовался новый материал. В одном случае было удалено по меньшей мере пять шестых железы, и по истечении трех недель железа восстановилась до своих полных размеров. Микроскопическое исследование показало, что большая часть железы состояла из новых долей, некоторые из которых были такими же большими, а другие меньше нормальных долей. Новая часть содержала новые трубки с концевыми ацинусами. Они возникли из трубок старой части. Соединительная ткань новой части также произошла от соединительной ткани старой. В этом случае на поверхности разреза происходит настоящий процесс регенерации; кроме того, в старой части также происходит некоторое увеличение, или гипертрофия. Рибберт считает, что существует связь между процессом гипертрофии и регенерацией такого рода, что чем активнее один, тем менее активен другой.

Известно, что регенеративные изменения происходят и в других внутренних органах, помимо этих железистых. Сломанные кости соединяются, если они соприкасаются, в процессе, который включает определенную степень регенерации. Хотя в области соединения может образовываться новая костная ткань, кости млекопитающих и птиц, по-видимому, не способны к самостоятельному восстановлению, если часть удалена, за исключением ограниченного объема. Хотя сломанные кости ноги или руки обладают способностью к воссоединению, если их некоторое время удерживать на месте, все же в природе это условие редко может быть выполнено, и животное со сломанной ногой или крылом, скорее всего, погибнет. Тем не менее, поскольку кости обладают такой способностью на любом уровне, на котором они могут быть сломаны (но только если они удерживаются вместе искусственно), этот процесс вряд ли мог быть приобретен из-за подверженности частей повреждению. Здесь мы находим еще один пример полезного

процесса, существующего у животных, но такого, который не мог быть приобретен в результате воздействия на часть тела травмы. Вполне вероятно, что это же свойство обнаруживается во всех костях тела — как в тех, которые могут время от времени повреждаться, так и в тех, которые этого не делают.

Мышцы также обладают способностью к регенерации, хотя было проведено мало экспериментов, за исключением тех, при которых может регенерироваться вся нога, однако есть несколько наблюдений, которые показывают, что даже у млекопитающих, у которых нога или рука не могут регенерироваться целиком, может происходить определенная регенерация самих мышц.

Давно известно, что при перерезании нерва из перерезанного конца вырастает новый нерв, который может распространяться на органы, снабжаемые этим нервом. Процесс протекает более успешно, если оставить периферическую часть рядом с обрезанным концом, из которого вырастает новый нерв. Служит ли эта старая часть только для того, чтобы направлять новую часть к ее надлежащему назначению, или же она также может внести какой-то вклад в новый нерв, как, например, клетки для новой оболочки, окончательно не установлено. Общее мнение относительно происхождения новых нервных волокон таково, что центральная ось или фибрилла вырастает из срезанного конца. То, что эта способность могла быть приобретена для каждого нерва в результате его подверженности повреждениям, слишком маловероятно, чтобы обсуждать это всерьез.

Центральная нервная система высших позвоночных, по-видимому, обладает очень малой способностью к регенерации, и хотя в некоторых случаях поврежденная поверхность может быть закрыта и образовано небольшое количество соединительной ткани, развитие новых ганглиозных клеток, по-видимому, не происходит. У других животных, таких как дождевой червь, планария и даже асцидия, как показал Леб, после удаления старого мозга или той части тела, в которой он содержится, может развиваться целый новый мозг.

Это исследование способности к регенерации внутренних органов у позвоночных показало, что крайне маловероятно, что может существовать какая-либо связь между их способностью к регенерации и их склонностью к травмам. То, что внутренние органы могут время от времени повреждаться бактериями или ядами, вырабатываемыми в организме, можно допустить, но то, что повреждения от этого источника происходили достаточно часто, чтобы установить связь, если таковая действительно была возможна, между их способностью к регенерации и их склонностью к повреждениям от этих причин, является слишком невероятной точкой зрения, чтобы вызывать большие сомнения. Эти результаты, взятые в связи с результатами, обсуждавшимися в предыдущей главе, в значительной степени опровергают мнение о том, что способность к регенерации связана с ответственностью детали перед повреждениями.

ГИПЕРТРОФИЯ

Гипертрофия, или необычное увеличение, органов уже давно привлекает внимание физиологов, и чрезвычайно интересные наблюдения и эксперименты, которые были сделаны в этой связи, имеют важное, хотя и косвенное отношение к проблеме регенерации. Рибберт, как уже указывалось, считает, что процессы гипертрофии и регенерации находятся в своего рода обратной зависимости друг от друга, но, я думаю, сомнительно, существует ли какая-либо такая общая связь. В настоящее время обычно различают два вида гипертрофии: функциональную гипертрофию, которая имеет место, когда часть увеличивается в результате использования; и компенсирующую гипертрофию, которая имеет место, когда при удалении одного органа увеличивается другой. Увеличение в последнем случае, конечно, может быть вызвано более широким использованием расширяющихся частей, но поскольку это не обязательно так, различие между двумя процессами является полезным. Причины компенсаторной гипертрофии отнюдь не просты, и было предложено несколько возможностей объяснить это увеличение. Наиболее достоверные факты, связанные с гипертрофией, почти полностью относятся к человеку и нескольким другим млекопитающим.^[51]

Под гипертрофией подразумевается увеличение количества вещества, из которого состоит орган. Набухание, вызванное поглощением воды или сыворотки крови, в техническом смысле не является процессом гипертрофии. Вирхов различает два вида гипертрофии: (1) Гипертрофия в более узком смысле, при которой увеличение происходит из-за увеличения размера клеток, из которых состоит орган. Это увеличение отдельных клеток, конечно, приводит к увеличению размеров всего органа. (2) Гиперплазия вследствие увеличения количества клеток, из которых состоит орган, что также вызывает увеличение всего органа, если клетки сохраняют нормальный размер. Приведенное выше разделение на функциональную и компенсирующую гипертрофию является физиологическим различием, и оба этих процесса могут происходить в подразделениях Вирхова.

Гигантов можно рассматривать как гипертрофированных особей, поскольку все органы тела больше нормы. Увеличение происходит, в данном случае, не из-за внешних воздействий, а из-за какой-то особенности самого организма. Связан ли этот размер с наличием большего количества клеток, как кажется вероятным, или с тем, что клетки крупнее, или с тем и другим вместе, для человека, насколько я знаю, не было определено. У моллюска *Crepidula fornicata*, у которого встречаются крупные и мелкие взрослые особи, Конклин показал ('98), что разница полностью обусловлена большим количеством клеток у более крупной особи. В этом случае внешние условия, поскольку они замедляют максимально возможный рост индивида, ответственны за различия в размерах. В данном случае различие скорее между крупными нормальными особями и карликами, чем между гигантами и нормальными или средними особями.

Произвольные мышцы тела человека увеличиваются в размерах и, можно сказать, гипертрофируются в результате выполнения определенных видов работы. Мышцы кисти увеличиваются в размерах при использовании и снова становятся меньше, если ими не пользоваться; но мышцы пальцев музыканта не гипертрофируются, хотя общий объем выполняемой работы может быть очень большим. Увеличение мышц происходит только тогда, когда мышечная работа выполняется с большим сопротивлением. Факторы, которые могут вызвать увеличение, будут обсуждены позже.

Почки, по-видимому, являются наиболее удовлетворительным свидетельством компенсирующей гипертрофии. Нотнагель^[52] утверждает, что на человеке, кролике и собаке было показано, что при удалении одной почки другая увеличивается; и что это происходит как у молодых животных, у которых почки не достигли своего полного размера, так и у взрослых животных, у которых оставшаяся почка становится больше нормы. У взрослого человека увеличение происходит из-за гипертрофии, в смысле Вирхова, канальцев и эпителия каналов. У молодого животного наблюдается, кроме того, гиперпластический рост, который приводит к увеличению количества клубочков и т.д.

Эксперименты показали, что после удаления одной почки животное выделяет такое же количество мочевины, как и до этого; фактически, это верно сразу после операции, до того, как произошло какое-либо увеличение размера органа. Это означает, что при нормальных условиях почки не выполняют максимальную работу. В этой связи важно отметить, что оставшаяся почка получает больше крови, чем она получила бы при наличии другой. Нотнагель суммирует изменения, которые происходят, следующим образом: во-первых, удаление одной почки; во-вторых, увеличение притока крови в оставшейся почке; в-третьих, увеличение функциональной активности и экскреции этой почки; в-четвертых, наряду с увеличением притока крови происходит необходимое увеличение количества пищи, которая доставляется в почку с кровью; в-пятых, эта пища усваивается клетками в большем количестве, чем раньше, что приводит к увеличению роста клеток, что приводит к гипертрофии. По словам Нотнагеля, увеличение размеров, рассматриваемое с этой точки зрения, не содержит в себе ничего таинственного. Расширение кажется адаптацией; но расширение происходит не потому, что это адаптивный

процесс, а потому, что ему нельзя помочь в возникающих условиях. Мы снова вернемся к интерпретации Нотнагеля, когда будем рассматривать другие точки зрения.

Эксперименты только что описанного рода легче всего проводить на парных органах тела, таких как слюнные железы, слезные железы, молочные железы самок и яички самцов. В отношении последних двух органов данные, особенно в случае с яичками, противоречивы, но недавние эксперименты Рибберта, по-видимому, дают определенные результаты. Нотнагель обнаружил, что после удаления одного яичка гипертрофии другого нет. Он указал, что этот результат не противоречит его гипотезе относительно почек, поскольку потеря одного яичка не приводит к повышению функциональной активности другого. Каждое действует само по себе. Результат также показывает, добавляет он, что процесс гипертрофии является не адаптивным, а физическим или физиологическим процессом. Рибберт, напротив, считает, что даже статистика Нотнагеля свидетельствует о гипертрофии, а собственные эксперименты Рибберта дают безошибочное доказательство значительного увеличения оставшегося яичка. В его экспериментах использовались молодые кролики, родившиеся от одной матери и в одном помете. У некоторых особей удалили одно из семенников, а через несколько месяцев извлекли оставшееся семенник и сравнили его вес с весом контрольного животного. В шестнадцати из семнадцати экспериментов было обнаружено заметное увеличение одного семенника по сравнению с любым из семенников контрольного животного. Результаты показывают, что в некоторых случаях одно семенник контрольного животного весит почти столько же, сколько два семенника вместе взятых. Важно также отметить, что в данном случае увеличение произошло в органе, который не был активным, как это было в случае с почкой.

Рибберт также показал, что гипертрофия происходит в молочных железах кроликов после удаления некоторых из них. Пять из восьми молочных желез были удалены в трех случаях, и семь из восьми в двух других случаях у молодых кроликов в возрасте около двух месяцев. Рибберт обнаружил, что если оператор не соблюдает осторожность при полном удалении всех тканей молочной железы, в той части, которая остается, происходит активный регенеративный процесс. Через пять с половиной месяцев единственная оставшаяся мама одного животного имела размеры шесть с половиной на три и четыре пятых сантиметра, а соответствующая у контрольного животного - пять и три четверти на три с половиной сантиметра. Железистая ткань также была менее развита у контрольного животного.

В другом эксперименте кролик экспериментировал с детенышами, когда им было шесть с половиной месяцев. Вскоре после рождения детенышей и до того, как была использована мама, животное забивали и измеряли единственную оставшуюся мамму. Она была значительно увеличена и выступала больше, чем нормальная мама. Он был размером девять на пять сантиметров. У нормального контрольного животного^[53] соответствующая мама имела размеры семь на пять сантиметров. Количество ацинусов было в пропорции шестнадцать у прооперированного животного к десяти у нормального. Результаты показывают отчетливую компенсирующую гипертрофию, обусловленную гиперпластическим увеличением количества элементов железы.

Еще один пример компенсирующей гипертрофии был обнаружен после удаления селезенки, когда увеличиваются лимфатические железы других частей тела. Есть также наблюдения, которые показывают, что после удаления некоторых лимфатических желез другие подвергаются увеличению.

Циглер^[54] дал критический обзор различных мнений и гипотез, которые были выдвинуты для объяснения процесса гипертрофии. Согласно Конхайму^[55] гипертрофия костей, мышц, селезенки и желез происходит из-за гиперемии, *т.е.* повышенного кровоснабжения. Он считает, что ни механические, ни химические стимулы не могут непосредственно вызвать новые процессы роста. Реклингхаузен^[56] считает, что гипертрофия ни в какой степени не связана с увеличением количества продуктов питания. Сэмюэль^[57] объясняет гипертрофию как следствие устранения или

уменьшения сопротивления росту, а также влияния нервов. Клебс^[58] считает, что в проблему входят три фактора: (a) унаследованные особенности, (b) перекармливание, (c) устранение контролирующих воздействий. Вайгерт считает, что репаративные процессы происходят за счет устранения влияний, препятствующих росту, а не за счет прямого стимула. Он считает, что стимул может запустить функциональный акт, но никогда не может запустить питательный или формирующий. Хорошее питание, например, может привести ткань к максимальному развитию, которое предопределено врожденными особенностями, но "идиопластические силы" при этом не увеличиваются. Пекельхаринг^[59] считает, что гипертрофия происходит из-за исчезновения устойчивости к росту, а также из-за стимула, вызывающего пролиферацию.

Из этих различных мнений мы видим, как мало на самом деле известно; как мало пока установлено экспериментально относительно причин, вызывающих гипертрофию. Многие из этих точек зрения более или менее правдоподобны в отсутствие прямых экспериментальных данных, но вопрос о правильности всех из них остается на будущее. Они ценны как предложения, поскольку показывают различные возможности, которые необходимо принимать во внимание.

Циглер впервые отстаивал точку зрения в первом издании своего *Lehrbuch*, что гипертрофия происходит из-за уменьшения сопротивления росту. Он считает, что, хотя гиперемия и транссудация могут способствовать новому росту, они никогда не являются единственной причиной образования новой ткани. Хотя точка зрения Вирхова о том, что любое повреждение тела или органа вызывает пролиферацию, находит поддержку в работах Стрикера и Гравица, однако Конхайм и Вайгерт опровергли эту точку зрения, и многие патологи ее больше не придерживаются. Циглер указывает, что в результате его собственной работы и работы его учеников травматические и химические повреждения сопровождаются не сразу новообразованием ткани, а дегенерацией ткани и изменениями в кровообращении, которые приводят к экссудации. Новый рост начинается самое раннее через восемь часов после операции, а обычно только через двадцать четыре часа. Также после механических, химических или термических повреждений проходит длительный промежуток времени, прежде чем начинаются явления роста. Само повреждение, по-видимому, не вызывает рост, но создает условия, которые приводят к размножению клеток. Циглер обсуждает, что подразумевается под идеей уменьшения сопротивления росту. Сам он не имеет в виду, что гипертрофия зависит от изменений физических условий, поскольку известно, что жизненные явления являются результатом химических процессов, и, следовательно, *априори* вероятно, что эффект вызывается химическими веществами, содержащимися в жидкостях тканей. Эти вещества влияют на функциональные действия и могут даже вызвать регенеративные изменения. Это действие химических веществ на формообразующую активность клетки теоретически возможно любым из двух способов; во-первых, химические вещества определенной концентрации высвобождаются, или, во-вторых, химические вещества присутствуют в нормальном состоянии, которые предотвращают пролиферацию, но если их влиянию противодействуют другие вещества, условия становятся благоприятными для роста. Известно, что в случае некоторых одноклеточных организмов, которые получают питание из окружающей среды, увеличение их численности может замедляться присутствием определенных химических веществ. Также известно, что некоторые организмы могут сами вырабатывать химические вещества, препятствующие их собственному размножению. Следовательно, по крайней мере, возможно, что после повреждения части тела может вырабатываться новое вещество, которое воздействует на присутствующие там вещества, препятствующие его дальнейшему росту, и разрушает их в самом органе. Другая интерпретация заключается в том, что при разрушении ткани органа вырабатывается вещество, которое побуждает клетки к пролиферации.

Клебс предположил, что накопление лейкоцитов на поврежденной поверхности может действовать как стимул к росту, и что хроматин их ядер может поглощаться клетками ткани и, соединяясь с ядрами этих клеток, вызывать новый рост. Но Циглер указывает, что теперь мы знаем, что, хотя лейкоциты растворяются и рассасываются по поврежденной поверхности,

никакого процесса рассасывания, подобного тому, который постулировал Клебс, не происходит. Циглер считает, что Нотнагель ошибается, полагая, что увеличение кровоснабжения, сопровождающееся увеличением количества питательных веществ, может быть причиной гипертрофии почек. Напротив, он считает, что рост является результатом усиления функции органа из-за увеличения количества химического вещества, мочевины, которое поступает в секретирующие клетки. Мышцы тела также гипертрофируются в результате своей активности, а не в результате дополнительного притока крови.

В связи с этими проблемами гипертрофии можно отметить, что при определенных условиях кровеносные сосуды могут расширяться, а их стенки утолщаться. Чтобы привести единственный пример, Нотнагель обнаружил, что если бедренная артерия кролика перевязана, то кровеносные сосуды, которые отходят непосредственно над лигатурой и которые уже имеют, через свои подразделения, соединения в мышцах с другими ветвями той же бедренной артерии (которые отходят ниже лигатуры), со временем становятся больше. Он полагает, что это связано, в первую очередь, с увеличением скорости крови в сосудах и, следовательно, с поступлением в эти артерии большего количества пищи. Другие авторы давали разные толкования. Сам Циглер считает, что к такому результату могут привести несколько факторов. Он считает маловероятным, что увеличение количества пищи само по себе может быть причиной, и считает гораздо более вероятным, что увеличение работы, которую должны выполнять сосуды, перенося больше крови, будет объясняться расширением.

В связи с этим обсуждением, возможно, не лишним будет напомнить, что при регенерации низших животных мы обнаруживаем более простые условия, в которых происходит пролиферация клеток при обстоятельствах, когда отсутствуют многие из факторов, предложенных в приведенном выше обсуждении. Во-первых, мы обнаруживаем, что новый рост может происходить без какого-либо увеличения количества питательных веществ, поступающих в орган. Регенерация происходит при полном отсутствии пищи, за исключением тех случаев, когда она может накапливаться в тканях. Даже у планарии, которая голодает и уменьшается в размерах, при удалении части произойдет пролиферация новых клеток. У многих низших форм может наблюдаться пропорционально даже гораздо большая пролиферация, чем при регенерации и гипертрофии органов млекопитающих. Это правда, что пролиферация может быть более активной, если ткани хорошо питаются, но это не показывает, что наличие пищи является фактором пролиферации, за исключением того, что она поддерживает пролиферирующие клетки в их наилучшем состоянии для роста. У многих животных, особенно у некоторых низших форм, можно заставить их быстро расти, давая им большое количество пищи, и наоборот, уменьшая количество пищи, чтобы задержать рост. Хотя это показывает, что скорость роста в определенных пределах зависит от количества пищи, на результат могут влиять и другие факторы, и во всех случаях существует верхний предел, за которым невозможно добиться увеличения размера животного.

Следует признать вероятным, что присутствие определенных веществ может привести к увеличению части тела. Например, было показано, что после удаления определенных лимфатических желез другие железы могут увеличиваться в размерах. По-видимому, это связано с большей активностью железы, вызванной, вероятно, присутствием повышенного количества какого-то специфического вещества. В этом случае результат вряд ли может быть обусловлен снижением физического сопротивления росту или увеличением притока крови, за исключением тех случаев, когда это вызвано повышенной активностью. Конечно, возможно, даже если это не может быть положительно доказано в случае лимфатических желез, что вещество в крови вызывает гипертрофию в определенных органах, в то время как в других, например в почках, увеличение кровотока также может быть фактором их гипертрофии.

Точка зрения, которой придерживаются несколько патологоанатомов, что гипертрофия и регенерация могут быть вызваны устранением физического сопротивления росту, не может рассматриваться как очень вероятная гипотеза. Эксперименты по пересадке гидры и поясничного

отдела позвоночника показывают, что регенерация все еще может иметь место, когда физическая сопротивляемость восстановлена путем пересадки двух частей вместе. Эти результаты, которые более полно описаны в следующей главе, демонстрируют, что рост обусловлен другими факторами.

Сравнение с низшими животными показывает, что пролиферация имеет место, когда устранены все факторы, кроме трех, рассматриваемых в связи с гипертрофией и регенерацией у высших форм. Это, во-первых, действие веществ, которые действуют либо непосредственно, либо противодействуя какому-либо уже присутствующему веществу, как предполагает Циглер; во-вторых, врожденная тенденция организма к самосовершенствованию; и, в-третьих, использование органа. Невозможно, чтобы второй фактор входил в проблему гипертрофии. В тех случаях, когда регенерация происходит при удалении части органа, как, например, в случае с печенью, результат, возможно, также может быть связан со вторым из двух факторов, поскольку процесс очень похож на морфаллаксис у низших животных.

Если допустить, что рост гипертрофированного органа вызывается каким-либо веществом, усиливающим функцию этого органа, можем ли мы предположить, что феномен регенерации обусловлен аналогичными факторами? Другими словами, можем ли мы свести оба явления к одному и тому же принципу? Дело осложняется двумя фактами, которые можно проиллюстрировать конкретными примерами. Если отрезать кусочек от середины тела поясничного отдела, то на обоих концах кусочка образуются новые клетки. Если мы предположим, что пролиферация вызвана накоплением определенных веществ в куске, мы все равно должны сослаться на другие факторы для объяснения дифференциации пролиферируемого материала, поскольку на одном конце образуется головка, а на другом - хвост. Все, что может сделать гипотеза сама по себе, - это объяснить пролиферацию, а не дифференцировку, и, как в случае гипертрофии, так и в случае регенерации, нас в основном интересует образование новых структур, а не простой акт роста или пролиферации. Если отрезать кусок гидры, весь кусок приобретает типичную для гидры форму. Здесь нет экстенсивного процесса размножения, и изменение происходит в старой части. Кажется крайне невероятным, что образование веществ в изделии могло объяснить его изменение формы. Этих примеров будет достаточно, чтобы показать, что в процессе регенерации очень маловероятно, что изменение вызвано специальными веществами, которые могут образовываться или присутствовать в детали. Мы должны предположить, что во время регенерации образование типичной формы является результатом не стимула, возникающего в химическом веществе, действующем на живой материал, а изменений, происходящих непосредственно в самой живой части. Таким образом, мы должны заключить, что, несмотря на очевидную тесную связь между явлениями гипертрофии неповрежденных органов и регенерации, они часто могут быть связаны с различными факторами.

Если определенные вещества могут вызывать гипертрофию органа, то в настоящее время все еще неясно, делают ли они это, непосредственно вызывая новый рост, или же их присутствие только стимулирует орган к большей активности, а активность органа является причиной его роста. Поскольку следует предположить, что в каждом органе разное специфическое вещество вызывает его активность и последующую гипертрофию, представляется более вероятным, что результат обусловлен самой активностью, а не стимулом, исходящим от вещества. Эта точка зрения подкрепляется еще и тем фактом, что в случае с мышцами и кровеносными сосудами гипертрофия напрямую связана с их использованием. Большее употребление приводит к большему притоку крови, но кровь отличается только количеством, а не качеством. Следует признать, что трудно понять, как использование части тела могло бы ускорить его рост, поскольку при использовании ткани разрушаются; и мы не знакомы с какими-либо другими процессами в организме, которые приводят к наращиванию органа более чем в обратной пропорции к его разрушению. Однако мы знакомы с феноменом накопления запасов из-за увеличения предложения продовольствия. Исходя из этого, может показаться, что предположение о том, что гипертрофия происходит исключительно из-за увеличения поступления пищи, больше соответствует тому, что

мы обнаружили; однако известны и другие факты, которые показывают, что орган не увеличивается в размерах просто потому, что в него поступает больше крови, и что это происходит только тогда, когда органы обладают большей функциональной активностью. Я думаю, в настоящее время более безопасным выводом является предположение, что как активность органа, так и увеличение поступления в него пищи, действуя вместе, являются факторами, влияющими на результат. С другой стороны, мы настолько не в курсе функционирования и роста органов, что можем сделать немногим больше, как слишком ясно показано на предыдущих страницах, кроме самых расплывчатых предположений о том, какие изменения происходят; но поскольку процессы, по-видимому, доступны экспериментальным методам, мы можем надеяться в ближайшем будущем узнать больше о том, как вызываются процессы гипертрофии.

АТРОФИЯ

Было бы бесполезно вдаваться в общее обсуждение многих случаев всасывания или атрофии частей организма, но можно привести несколько примеров, имеющих общее отношение к темам, обсуждаемым в этой главе. Более заметные случаи возникают из-за неиспользования того или иного органа, что проявляется, например, в уменьшении размеров мышц человека, когда они не используются. Поскольку это может происходить в одной группе неиспользуемых мышц, когда подобных изменений не происходит в других мышцах того же человека, которые используются, наиболее очевидным объяснением является то, что уменьшение происходит непосредственно из-за неиспользования. Поскольку кровь, поступающая во все части тела, одинакова, уменьшение количества не может быть приписано какому-либо особому веществу в крови. Приток крови к неиспользуемой мышце меньше, чем при использовании мышцы, и можно было бы предположить, что атрофия непосредственно вызвана уменьшением количества питания, которое получает мышца. Существует также вероятность того, что уменьшение вызвано накоплением определенных веществ в самой неиспользуемой мышце, но поскольку, как правило, разрушение мышцы происходит наиболее активно, когда она используется, кажется невероятным, что результат может быть обусловлен непосредственно этой причиной, если только действительно не может быть показано, что вещества, вырабатываемые неиспользуемой мышцей, отличаются от веществ, вырабатываемых в активной мышце.

Недостаток пищи, как известно, может привести к уменьшению размеров органов, сначала исчезает жир, а затем последовательно у позвоночных - кровь, мышцы, железы, кости и мозг. Определенные яды могут также поражать определенные органы и вызывать уменьшение в размерах, например, когда тимус и молочная железа уменьшаются в размерах после отравления йодом, а определенные мышцы-разгибатели - после отравления свинцом. Атрофия также может быть вызвана давлением на какую-либо часть тела, например, при сжатии стоп или поясицы. В пожилом возрасте может наблюдаться уменьшение некоторых органов, таких как кости, семенники и яичники и даже сердце.

Дегенеративные изменения проявляются даже на молодых стадиях развития некоторых животных, например, когда хвост головастика поглощается, а плечи морского ежа поглощаются остальной частью эмбриона.

Особенно интересны случаи абсорбции, которые имеют место при пересадке органов в необычные ситуации в организме. Зан пересадил нижнюю часть бедренной кости в почку, где она продолжала расти, но позже была рассосана. Фишер пересадил ножку птичьего эмбриона на гребень петуха, где он сначала продолжал расти, но через несколько месяцев дегенерировал. Селезенка, почка и яичко были пересажены, но они дегенерируют, и, как правило, чем больше пересаженный фрагмент, тем более вероятно его дегенерация. Маленькие кусочки кожи были пересажены от одного человека к другому, и было обнаружено, что маленькие кусочки сохраняются лучше, чем большие. Недавние эксперименты Рибберта по пересадке небольших кусочков различных органов были более успешными, чем более ранние эксперименты, в которых использовались более крупные кусочки. Первая трудность, по-видимому, заключается в налаживании кровоснабжения новой части тела, чтобы питать ее. Если кусочек совсем маленький, он может впитывать вещества, необходимые для поддержания его жизни, из окружающих тканей, пока не появится новое кровоснабжение.

Эксперименты с прививкой у низших животных были более успешными, поскольку части тела могли оставаться живыми в течение более длительного времени. Однако важно отметить, что даже в этих случаях часть, пересаженная на аномальную область тела, обычно рассасывается. Рэнд показывает, что если щупальца гидры смещаются, как это иногда происходит, когда часть, содержащая старые щупальца, регенерирует ([рис. 48, А-А3](#)), неуместно расположенные щупальца поглощаются; и я могу подтвердить этот результат. У гидры полые щупальца находятся в прямом сообщении с центральным пищеварительным трактом, и смещенное щупальце, по-видимому,

находится в таком же хорошем положении, как и обычное, в том, что касается его питания, но при этом оно поглощается.

В других экспериментах Рэнд также обнаружила, что когда передний конец гидры прививается к стенке другой гидры, кусок может удержаться, если он большой; но он медленно смещается к основанию гидры, к которой он привит, а затем в этой области они разделяются. Если трансплантат небольшой, он может полностью впитаться в стенку животного, к которой он прикреплен.

Маршалл обнаружил, что если голова гидры частично разделена надвое, каждая полголова завершает себя (как уже показал Трамбле). Затем тело начинает медленно разделяться на две части, начиная с угла между двумя головами, пока, наконец, две части полностью не отделятся. Кинг (1900) повторил эксперимент в большом количестве случаев с тем же результатом. Казалось, что разделение могло быть вызвано весом половинок, вызывающим постепенное отделение тела, но Кинг показал, что это не так, поскольку, когда двойная форма оставалась висющей с опущенной головой, она все равно разделялась на две части ([рис. 47, А](#)). В этом случае вес двух головок привел бы к тому, что части сошлись бы вместе, а не разделились, если бы гравитация оказывала какое-либо влияние, подобное предполагаемому. Маршалл и Кинг также показали, что если задний конец гидры разделен надвое, две части не продолжают разделяться, но одна из двух, если части были разделены на некоторое расстояние вперед, может сжаться относительно другой и, производя новые щупальца на своем апикальном конце, превратиться в новую особь.

Я провел серию экспериментов на планариях, в чем-то похожих по природе. Если задний конец разделен надвое, причем разделение продолжается до передней части червя ([рис. 44, С](#)), каждая половинка завершается сама по себе, но половинки не отделяются, если только они случайно не разорвутся сами по себе. Если один из кусочков отрезан не слишком близко к месту соединения с другой половиной, регенерируется новый задний конец, заменяющий отрезанный. Однако, если отрезать кусочек совсем рядом с областью соединения половинок, оставшийся кусочек может впитаться.

Я думаю, что поглощение неуместных частей тела у низших животных нельзя объяснить каким-либо недостатком питания, особенно в случае со щупальцами гидры. Результат может быть вызван либо тем, что смещенная часть не получает именно тех веществ, возможно, пищевых, которые она получает в своем нормальном положении, либо каким-то формирующим влиянием. В настоящее время мы не в состоянии сделать выбор между этими альтернативами, и, хотя первая точка зрения кажется более осязаемой, а вторая - довольно неясной, тем не менее можно обнаружить, что последняя содержит истинное объяснение. Если точка зрения, которую я принял в отношении организации, а именно, что ее можно рассматривать как действующую через систему напряжений, свойственных каждому виду протоплазмы, верна, возможно, удастся объяснить поглощение неуместных частей каким—то подобным принципом.

НЕПОЛНАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ

Несколько необычный процесс регенерации происходит, когда медузу, *Gonionemus vertens*, разрезают на кусочки. Как впервые показал Харгитт, обрезанные края соединяются и срастаются, а кусочки

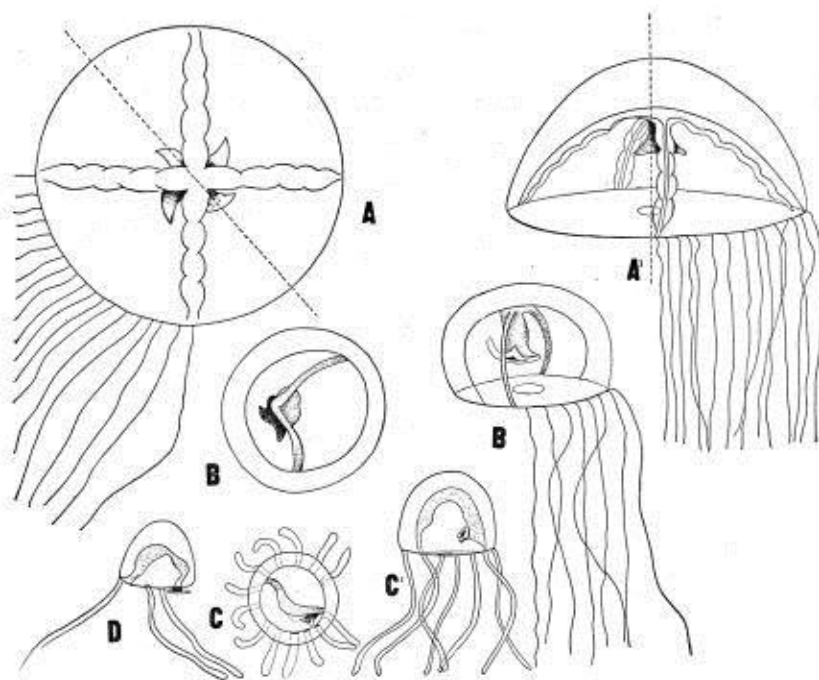


Рис. 39½.—А. Аборальный вид *Gonionemus vertens*. А1. То же самое, вид сбоку. Пунктирная линия в каждом месте указывает, где медуза была разрезана на половинки. В, В1. Новая особь из половинки. Если смотреть сверху и сбоку. С, С1. Новые особи от четверти штуки. При взгляде сверху и сбоку. D. Новая особь из куска размером менее ¼. Она содержала часть одного из радиальных каналов. Новый хоботок с регенерированным ртом во всех частях, но без новых каналов или щупалец.

принимает форму колокола, но недостающие части не заменяются.^[60] Я работал над той же формой и получил практически те же результаты. Если медузу разрезать надвое, как показано пунктирной линией на рис. 39½, А и А1, каждая половинка смыкается и принимает форму, показанную на В, В1. Каждая новая медуза имеет только два первоначальных радиальных канала, которые были у каждой половины при отделении от другой. Слабая линия вдоль области слияния кусочков, по-видимому, представляет собой новый радиальный канал, — он не представлен на рисунках, — и каждая половинка хоботка завершила себя. Никаких новых щупалец не образуется, за исключением, возможно, одного или еще нескольких, там, где сходятся срезанные края. Таким образом, регенерация на самом деле происходит очень мало, хотя половинка куса принимает типичную форму медузы. Если медузу разрезать на четыре части, каждая из которых содержит один из радиальных каналов, куски также приобретают колоколообразную форму, как показано на С, С1. Новый хоботок развивается из проксимального конца старого радиального канала, и поскольку этот конец часто отводится в одну сторону во время смыкания кусочка, новый хоботок находится не в верхней части подзатыльника, а, как видно на рисунке, совсем сбоку. Кусочки, даже меньшие, чем эта четверть медузы, приобретут форму колокольчика, особенно если они содержат немного края старого колокольчика и часть одного из радиальных каналов, как показано на рис. 39½, D. Хотя я держал этих медуз в течение нескольких недель и кормил их в течение этого времени, я обнаружил, что отсутствующие органы не возвращаются. О том, что эти фрагменты действительно подвергаются определенной регенерации, свидетельствует формирование нового хоботка и, в некоторых случаях, нового радиального канала. Даже щупальца могут быть частично регенерированы, как показал Харгитт, — особенно, как я обнаружил, если край колокольчика обрезан очень близко к основанию линии щупалец. Вдоль края разреза появляются маленькие бугорки, но кусочки отмирают до того, как регенерация заходит слишком далеко. Однако, если край обрезан только в одном квадранте, вдоль края разреза могут образоваться новые щупальца.

ГЛАВА VII

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ. РЕГЕНЕРАЦИЯ И РОСТ. ДВОЙНЫЕ СТРУКТУРЫ.

В течение нормальной жизни человека многие ткани организма непрерывно обновляются или заменяются через определенные периоды. Замена части тела может происходить в процессе непрерывного роста, например, в коже и ногтях человека, или замена может быть резкой, как при линьке перьев птицы. Именно о последнем виде процесса обычно говорят как о физиологической регенерации. Однако у одного и того же животного определенные органы могут постоянно изнашиваться и так же медленно заменяться, а другие органы заменяются только через регулярные промежутки времени.

Бизоццо сделал следующую классификацию тканей человека на основе их способности к физиологической регенерации. (1) Ткани, состоящие из клеток, которые размножаются в течение жизни, таких как клетки паренхимы тех желез, которые образуют выделения определенной морфологической природы; ткани семенников, костного мозга; лимфатические железы, яичники; эпителий некоторых трубчатых желез пищеварительного тракта и матки; и восковые железы. (2) Ткани, количество клеток в которых увеличивается до рождения и только в течение короткого времени после него, такие как паренхима желез с жидкими выделениями, ткани печени, почек, поджелудочной железы, щитовидной железы, соединительная ткань и хрящ. (3) Ткани, в которых размножение клеток происходит только на ранней эмбриональной стадии, такие как поперечно-полосатые мышцы и нервные ткани. В них не происходит физиологической регенерации.

Известно много известных случаев периодического выпадения частей тела. Шерсть у некоторых млекопитающих выпадает зимой и летом. Птицы обновляют свои перья, как правило, раз в год. Змеи время от времени сбрасывают кожу. Рога оленя сбрасываются каждый год, и образование новых сопровождается увеличением размера и ветвлением рогов. В других случаях подобные изменения могут быть связаны с определенными этапами в жизни животного. Молочные зубы млекопитающих теряются в определенные периоды и приобретаются новые.^[61] Личиночный экзоскелет насекомых сбрасывается через определенные промежутки времени, и после каждой линьки тело увеличивается в размерах; но после прохождения стадии куколки и формирования имаго дальнейшая линька прекращается. С другой стороны, у ракообразных взрослые животные время от времени линяют, и верхняя граница размера менее четко определена, чем у насекомых. Личинки также проходят серию линек.

Интересный случай физиологической регенерации был описан Бальбиани у одноклеточной формы, стентора. Время от времени сбоку появляется новый перистом, который продвигается вперед и заменяет старый перистом, который поглощается по мере того, как новый занимает свое место. У других инфузорий перистомы может быть поглощена до инцистации, и новая может появиться, когда животное выходит из цисты. Шуберг утверждает, что когда у *bursaria* происходит деление, новая перистомы развивается на аборальной части таким же образом, как и после инцистирования; и Грубер заметил, что, когда аборальная часть инфузории отрезается, новая перистомы развивается таким же образом, как и после нормального деления животного. Эти наблюдения указывают на то, что процесс физиологической регенерации может протекать по тому же руслу и, вероятно, включает в себя те же факторы, что и процесс восстановительной регенерации.

Тубулярия поглощает свои старые головки гидрантов, если их поместить в аквариум, и регенерирует новые. Он может даже поглощать гидрант при выращивании в аквариуме, как показал Дэлиелл, и, следовательно, предположительно, также в естественных условиях. После каждой регенерации новый стебель за головкой увеличивается в длину.

У растений, у которых наблюдается непрерывный верхушечный рост, новые части всегда добавляются на конце стебля, а старые части постоянно отмирают, как это видно на пальмах.

Большинство деревьев и кустарников в умеренном климате сбрасывают листья один раз в год и весной на них появляются новые. Поскольку новые листья развиваются из новых побегов на конце стебля и ветвей, о старых можно сказать, что они обновлены, только в общих чертах.

То, что существует очень тесная связь между процессом физиологической регенерации и восстановительной регенерацией, будет достаточно очевидно из предыдущих иллюстраций. Насколько я могу судить, мы не получаем никакого представления ни о том, ни о другом процессе, выводя один из другого, поскольку процесс восстановительной регенерации может быть по времени таким же древним, как и процесс физиологической регенерации. Это, конечно, не означает, что в обоих случаях могут отсутствовать одни и те же факторы. Эти два процесса настолько схожи, что несколько натуралистов попытались показать, как процесс восстановительной регенерации был производным от физиологической регенерации. Барфурт, признавая сходство между этими двумя процессами, говорит о восстановительной регенерации как модификации физиологической регенерации, и Вайсман также поддерживает эту точку зрения. Он говорит: “Физиологическая и патологическая регенерация, очевидно, зависят от одних и тех же причин и часто переходят одна в другую, так что между ними невозможно провести реальную демаркационную линию. Тем не менее мы обнаруживаем, что у тех животных, у которых способность к регенерации физиологически чрезвычайно велика, патологически она очень незначительна. Это доказывает, что незначительная способность к патологической регенерации никак не может зависеть от общей регенеративной силы, присутствующей в организме, а скорее от того, что эта сила может быть обеспечена в тех частях тела, которые требуют постоянной, периодической регенерации; другими словами, регенеративная способность части зависит от адаптации”. Я думаю, ошибочно утверждать, “что у тех животных, у которых способность к регенерации физиологически чрезвычайно велика, патологически она очень незначительна”. Все, что мы вправе заключить на основании имеющихся данных, это то, что в некоторых случаях, когда имеет место физиологическая регенерация, как у позвоночных, патологическая (восстановительная) регенерация может быть развита недостаточно хорошо; но даже в этих формах восстановительная регенерация, безусловно, присутствует, и присутствует особенно во внутренних органах, таких как слюнная железа, печень и глаз, которые мало подвержены повреждениям. В настоящее время мы не знаем, в какой степени происходит физиологическая регенерация в тканях низших животных, за исключением нескольких случаев, но отнюдь не предполагаем, что она отсутствует, она может быть развита так же хорошо, как и у высших форм. Дальнейший вывод Вейсмана о том, что, поскольку у некоторых животных физиологическая регенерация очень велика, а восстановительная регенерация очень слаба, следовательно, последняя не может “зависеть от общей регенеративной силы внутри организма”, я думаю, совершенно не соответствует действительности. В этой связи мы не должны упускать из виду разницу между этими двумя регенеративными процессами, на которую также обращали внимание несколько авторов, а именно. что способность к размножению клеток и образованию новых клеток в каждом виде ткани не несет с собой способности к восстановлению или даже физиологической регенерации в случаях, когда орган состоит из нескольких видов ткани. Например, если отрезать ногу млекопитающего, старые клетки могут дать начало новым, но процессы, которые привели бы к формированию новой ноги, отсутствуют, или, скорее, если и присутствуют, то не могут действовать. Таким образом, хотя производство новых клеток из каждой из различных частей ноги млекопитающего может иметь место, все же условия неблагоприятны для последующего формирования новой ноги из пролиферировавших клеток. Мы не должны делать вывод, что этой силы не существует, но что в данных условиях она не может быть реализована. Предположение о том, что физиологическая регенерация является предшественницей восстановительной регенерации, в том смысле, что исторически первая предшествовала последней и послужила основой для развития последней, не может быть доказано, я считаю его даже вероятным. Такой взгляд на два процесса ставит их, я полагаю, в неправильное отношение друг к другу. Мы находим, что оба процесса имеют место в простейших формах, таких как одноклеточные

простейшие, и присутствуют во всем животном царстве без какой-либо связи, за исключением того, что они оба зависят от общих процессов роста, характерных для каждого органа и каждого животного. Это подводит нас к рассмотрению общего вопроса о регенерации в его связи с феноменом роста.

РЕГЕНЕРАЦИЯ И РОСТ

В нескольких случаях, когда внешние факторы влияют на рост растения или животного, было указано, что одни и те же факторы играют аналогичную роль в регенерации. Давно известно действие силы тяжести на рост растений, и также было показано, что она является фактором регенерации части растения. Единственное животное, у которого было определенно доказано, что гравитация является важным фактором во время роста, - это антеннулярия, и было обнаружено, что гравитация также является фактором регенерации той же формы. Это влияние проявляется не только в росте развившейся новой части, но и то же самое влияние, по-видимому, является одним из факторов, определяющих, где происходит новый рост. Это последнее соотношение известно лишь в нескольких случаях, например, у растений, согласно Вехтингу, и у антеннулярий, согласно Лебу, так что, пока не поступят дополнительные доказательства, лучше не расширять это обобщение слишком далеко; но не кажется невозможным, что оно может быть в целом верным. Каким образом внешний фактор может определить местоположение нового нароста, а также последующее развитие новой детали, мы в настоящее время не знаем.

Что касается внутренних факторов, влияющих на рост и регенерацию новых частей, то мы почти полностью в неведении. В случаях гипертрофии почек и т.д., по-видимому, имеются данные о том, что специфическое вещество, мочевины, которое обычно выделяется из крови этим органом, может, если присутствует в количествах, превышающих средние, стимулировать клетки к большей активности и росту, но делает ли это сама мочевины напрямую или только косвенно через большую функциональную активность клеток, как мы видели, установлено не было. То, что на рост влияют внутренние факторы, может быть показано, по крайней мере, в определенных случаях, даже несмотря на то, что мы не можем ссылаться на определенные химические или физические факторы в этом процессе. Некоторые эксперименты, которые я провел на хвостах рыб, очень ясно показывают действие внутреннего фактора. Если хвостик глазного дна срезан наклонно, как показано линией 2-2 на [рис. 40, А](#), то через несколько дней вдоль внешнего края среза появляется новый материал. Сначала кажется, что его количество одинаково по всему краю. По мере увеличения ширины материала он растет быстрее по

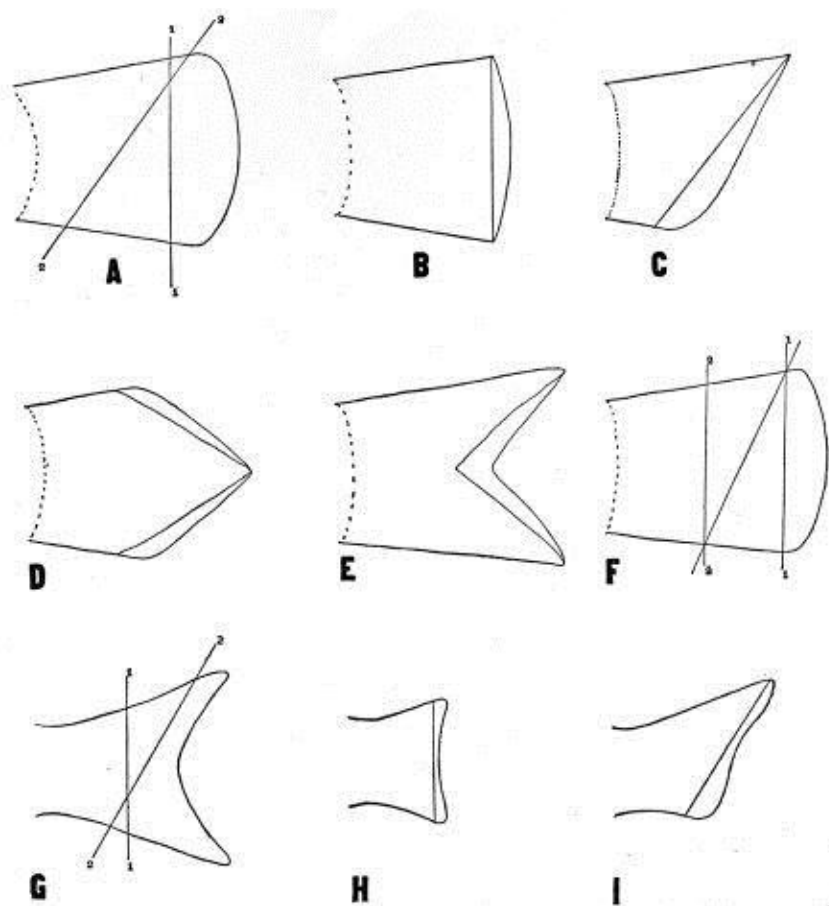


Рис. 40.—А. Хвост *Fundulus heteroclitus*. Линиями обозначены уровни, на которых были срезаны В и С. В. Восстановление после поперечного среза. С. Восстановление после косого среза. D, E. Регенерирующий с двух наклонных поверхностей. G. Хвост стенопуса. H, I. Хвост последней отрезать прямо и наискось.

та часть края, которая находится ближе к основанию хвоста (рис. 40, C). Этот рост продолжает ускоряться с нижней стороны, пока не образуется округлая форма хвоста. Если мы сделаем косой срез так, чтобы часть, расположенная ближе к основанию хвоста, находилась на верхней стороне, результат в принципе будет тем же; верхняя часть нового материала растет быстрее, чем любая другая часть. Если мы сделаем два косых надреза на одном хвосте, как показано на рис. 40, D или как на E, новая часть растет быстрее в каждом случае на той части режущего края, которая находится ближе к основанию хвоста. Можно предположить, что эти результаты обусловлены лучшим питанием новых тканей ближе к основанию хвоста; но нетрудно показать, что разница в скорости роста на разных участках режущего края обусловлена не этим фактором. Если, например, у одной рыбы отрезать хвост прямо у внешнего конца, как показано на рис. 40, F, 1-1, а у второй - хвост у основания хвоста, как показано на рис. 40, F, 2-2, и у третьей - косым надрезом, который соответствует надрезу, проходящему от верхней стороны обрезанного края хвоста первой рыбы до нижней обрезанного края хвоста второй рыбы, как показано на рис. 40, F, мы обнаруживаем, что скорость роста первого и второго хвостов примерно такая же, как у нижней стороны третьего хвоста. Другими словами, максимальная скорость роста, которая возможна для всей наклонной кромки, осуществляется только вблизи нижней кромки, а рост остальной части нового материала сдерживается. С помощью другого эксперимента можно показать аналогичное явление. Если раздвоенный хвост молодого щитка (*Stenopus chrysops*) срезать поперечным срезом (рис. 40, G, 1-1), то окажется, что сначала новый материал образуется с одинаковой скоростью по всему краю среза; но вскоре он начинает расти быстрее в двух точках, одной сверху, а другой снизу, так что характерный ласточкин хвост формируется на очень ранней стадии (рис. 40, H) и до появления нового материала. отросток до уровня зазубрины старого хвоста. Если хвост другой особи

отрезать косым надрезом ([рис. 40](#), G, 2-2), мы обнаружим, как показано на [рис. 40](#), I, что в двух точках новый хвост растет быстрее, но нижняя лопасть быстрее верхней.

Эти результаты очень ясно показывают, что каким-то образом развитие типичной формы хвоста влияет на скорость роста в разных точках. Более быстрый рост происходит в тех областях, в которых развиваются лопасти хвоста. Другими словами, хотя физиологические условия, по-видимому, допускают максимальную скорость роста по всей режущей кромке, это происходит только в тех частях, которые придают новому хвосту его характерную форму. Рост в других регионах держится под контролем. То же объяснение применимо к более быстрому росту в той части косого разреза, которая ближе всего к основанию хвоста, поскольку благодаря этому хвост более точно принимает свою типичную форму.

Эти результаты демонстрируют своего рода формирующее влияние на новую часть. В настоящее время мы можем отнести этот фактор только к некоторой структурной особенности, которая регулирует скорость роста. Здесь мы обнаруживаем одно из фундаментальных явлений, за которым в настоящее время мы не можем надеяться разобраться, хотя, возможно, нам не составит труда определить, каким образом это влияние осуществляется в различных частях тела. Эта тема будет более подробно рассмотрена в одной из последующих глав.

Другую иллюстрацию можно привести из определенных экспериментов по регенерации *Planaria lugubris*. Если отрезать задний конец непосредственно перед генитальной порой, как показано на [рис. 41](#), у переднего края разреза образуется новый материал, и через несколько дней из этого нового материала формируется новая головка. Новая глотка появляется в новой ткани непосредственно перед старой частью. Следовательно, она находится сразу за новой головкой. Пропорции нового червя в это время сильно отличаются от пропорций обычного червя, поскольку голова находится слишком близко к новой глотке и к старой генитальной поре. Теперь новый материал вырабатывается в области позади головы и перед глоткой, так что голова продвигается дальше вперед до тех пор, пока новый червь полностью не приобретет характерные пропорции. По мере формирования новой головки старая часть теряет свой материал, так что она становится более плоской и уже, и если червяка не кормить, старая часть также может потерять часть своей прежней длины. Однако, если червя кормят, как только развивается глотка, старая часть теряет меньше, а новая растет вперед быстрее. Наиболее поразительным явлением в росте нового червя является образование нового материала в области позади головы. Результатом этого роста является выдвижение головы вперед и придание животному характерной формы. Это изменение тем более интересно, что рост происходит не на свободном конце, а в середине нового материала. Только за счет образования нового материала в этой области голова перемещается на соответствующее расстояние от глотки. Похоже, что каким-то образом рост регулируется влияниями, которые определяют форму нового организма.

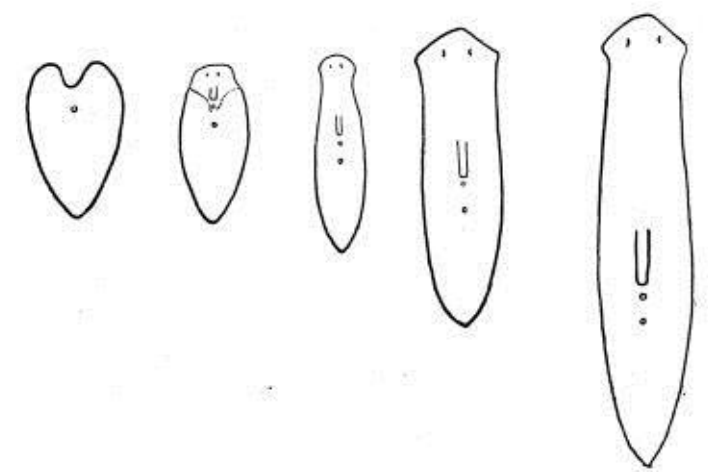


Рис. 41.— Задний конец *Planaria lugubris*, отрезанный между глоточными и половыми порами. На рисунке слева показан фрагмент после удаления. На четырех рисунках справа показана регенерация того же фрагмента, нарисованная в масштабе. Как только сформировалась новая глотка, червя накормили. Эксперимент продлился с 17 ноября по 8 января.

Другой эксперимент на том же животном также дает несколько аналогичный результат. Если червяка разрезать наискось надвое (рис. 21, Б) и затем регенерировать заднюю часть, то обнаруживается, что новый материал сначала появляется равномерно по всей поверхности разреза. Затем он начинает расти быстрее с одной стороны (рис. 21, б), и в этой области появляется головка, ось которой расположена под прямым углом к краю разреза. По мере роста головы рост происходит быстрее с одной стороны, и в результате голова медленно поворачивается вперед (рис. 21, б). Этот более быстрый рост с одной стороны приводит новую головку, наконец, в ее типичное положение по отношению к остальной части заготовки. Конечным результатом этих изменений является получение нового червяка, имеющего типичную форму. Если косой разрез делается позади старой глотки, как на рис. 22, А, то новая глотка, которая появляется на новом материале вдоль края разреза, сначала лежит косо, что указывает на то, что новая срединная линия очень рано проложена в новой части и соединяет среднюю линию старой части с серединой новой головки. По мере того, как область позади новой головы становится больше и шире, глотка все больше и больше смещается в переднезаднем направлении, и, наконец, когда новая часть становится такой же широкой, как старая,^[62] глотка находится на средней линии симметричного червя.

Эти результаты показывают, что новый рост может даже происходить быстрее на одной стороне структурной срединной линии, чем на другой, и на той стороне, которая должна стать длиннее, чтобы получить симметричную форму червя. Здесь также мы обнаруживаем, что действует некое формирующее влияние, которое регулирует различные области роста таким образом, что создается типичная структура. Однако более быстрый рост с одной стороны в данном случае явно связан с относительно меньшим развитием органов с этой стороны, и, возможно, этот же принцип может объяснить и все другие случаи. Если это так, то явление кажется гораздо менее загадочным, чем когда рост связывают с неизвестным регулирующим фактором.

ДВОЙНЫЕ КОНСТРУКЦИИ

Структура, которая является одиночной у нормального животного, может стать двойной после регенерации, и в некоторых случаях были определены особые условия, которые приводят к удвоению. Трембли показал, что если голову гидры разделить вдоль на две части, то каждая часть может завершиться сама по себе и получится двуглавая форма. Если расщепить задний конец гидры, получится животное с двумя ногами. Верно, что двуглавые формы могут впоследствии, через несколько недель,делиться на две особи, и даже двуногая форма может потерять одну из них из-за сужения, как показали Маршалл и Кинг. Компания Driesch создала трубчатого гидроида с двумя головками, частично разделив ножку на две части. Каждая головка идеальна во всех отношениях, и хотя у каждой меньше щупалец, чем у

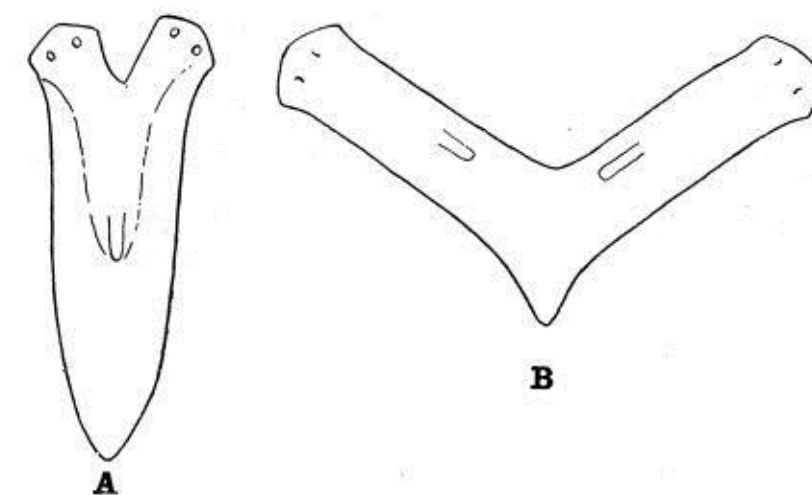


Рис. 42.—*Planaria lugubris*. А. После операции получают две головки, аналогичные тем, что показаны на [рис. 24](#). Каждая головка размером примерно в половину. В. Червь разделен пополам на уровне глотки. Новые половинчатые черви крупнее половины обычного червя.

голова, которая регенерирует из цельного стебля, однако количество щупалец на каждой голове более чем вдвое меньше среднего. Это связано, по-видимому, с тем фактом, что окружность каждой половинки больше половины окружности исходного стебля. Планарии с двойными хвостами, полученные путем частичного расщепления, были описаны Дюге и Фарадеем, а также было показано, что при частичном расщеплении переднего конца червя могут образоваться две головы. Ван Дуйн, Рэндольф, Бардин и я получили тот же результат. Каждая половинка завершается со стороны разреза и образует симметричный передний конец. Если одна из голов будет отрезана, она снова регенерируется. Если головки соединены очень близко к туловищу, как на рис. 42, А, они могут никогда не вырасти до полного размера исходной головки, как я обнаружил; но если части были разделены сзади, так что у каждой головки длинный передний конец, то каждая из них может стать почти такой же большой, как исходная головка ([рис. 42, В](#)). В этих случаях мы видим влияние региона объединения на рост новой части. Если новая часть находится рядом с областью прикрепления, меньший размер последней сдерживает рост новой головки; но если область соединения находится дальше, головка может вырасти почти до своего полного размера, несмотря на влияние области соединения. Кинг обнаружил у морской звезды, что если руку разделить вдоль, то каждая половинка может завершиться с боков, и в результате получится раздвоенная рука. Дополнительный цельный рычаг может быть сформирован путем частичного разделения диска надвое между двумя рычагами. Если режущие кромки не соединятся, из каждой режущей поверхности вырастет новая ветвь ([рис. 38, Е](#)). В этом случае развитие новой руки может быть объяснено предположением, что типичная форма завершает саму себя, поскольку нельзя предположить, что шестая рука является типичной структурой морской звезды. Результат должен зависеть от других факторов, таких как наличие открытой поверхности в области, где клетки обладают способностью образовывать новые ответвления.

Барфурту удалось создать двойной хвост у головастика следующим методом: раскаленную иглу вонзают в одну сторону хвоста, так что повреждаются хорды и нервная система. Затем хвост отрезается непосредственно кзади от области, поврежденной иглой. Из срезаемого конца вырастает новый хвостик, а также в некоторых случаях еще один хвостик вырастает с той стороны, где хорда была повреждена иглой. Повреждение хорды и удаление ткани непосредственно вокруг нее приводит к разрастанию клеток, вокруг которых добавляются другие ткани и образуется новый хвост.

Часто описывались ящерицы с двойными хвостами, ^[63] и теперь выясняется, что все эти случаи связаны с повреждениями нормального хвоста. Торнье удалось экспериментальным путем добиться получения двойных и даже тройных хвостов. Если конец хвоста отломан, а затем хвост

поврежден ближе к концу, могут регенерироваться два хвоста, один из сломанного конца, а другой из области повреждения (рис. 43). В естественных условиях это могло бы произойти, если бы хвост был частично откушен и одновременно потерян конец хвоста. Регенерированный хвост может произвести другой хвост, если он поранен. Треххвостую ящерицу можно сделать, отрезав хвост и затем нанеся две травмы проксимальнее сломанного конца. Два новых хвоста могут быть включены в один и тот же внешний покров, если они вырастают близко друг к другу, как показано на рис. 43, Б. Ящериц с двумя или тремя хвостами можно получить другим способом. Если хвост отрезан очень косо, так что повреждаются два или три позвонка, из каждого поврежденного позвонка вырастает хрящевая трубка, которая образует ось нового хвоста. Торнье считает, что регенерация является результатом чрезмерного питания области, где была нанесена травма, но само по себе это не кажется достаточным объяснением. Торнье также удалось экспериментально получить двойные конечности у *тритона кристатуса* следующим образом: конечность отрезают рядом с телом, и после того, как на срезанном конце образуется новая ткань, на конец привязывают нить таким образом, чтобы она была разделена на две части. Когда новый материал начинает выпячиваться наружу, его разделяют на половинки с помощью стягивающей нити, и из каждой части получается отдельная ножка (рис. 43, D). Подошвы двух ног у человека, представленного на рис. 43, D, повернуты друг к другу. Бедренная кость раздваивается на своем внешнем конце, и к каждому концу прикреплена нижняя часть одной ноги. Кости в этой части срослись в колене, так что по отдельности можно перемещать только части стопы.

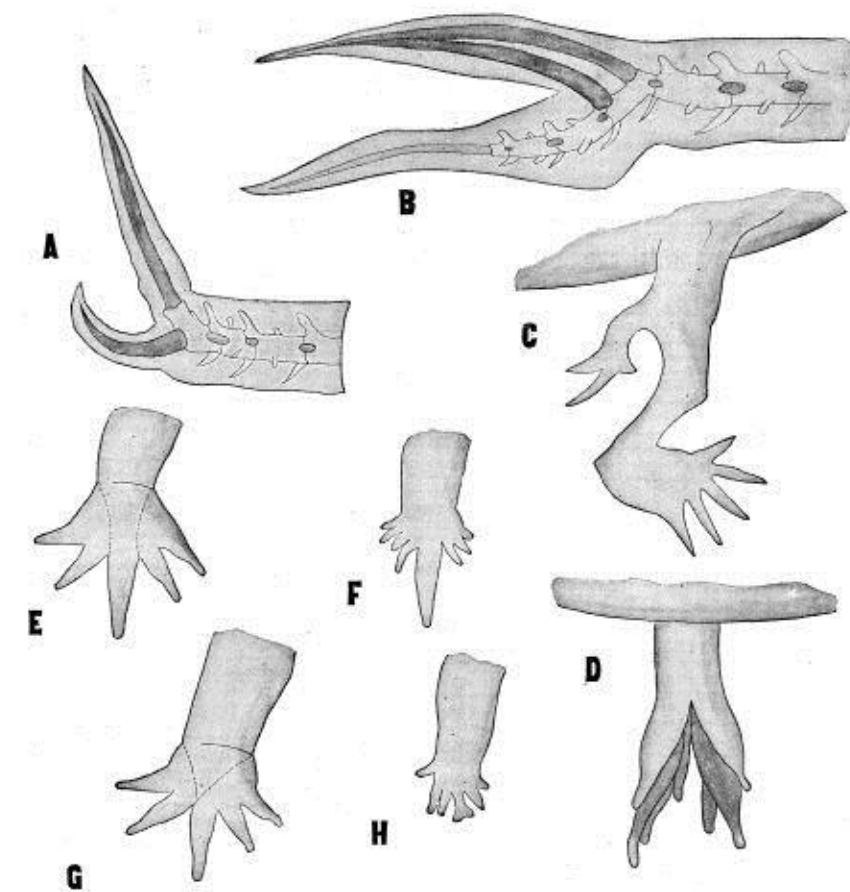


Рис. 43.—По Торнье. А. *Lacerta agilis*. Образуется путем частичного отламывания старого хвостика. В месте отламывания возникает новый хвостик. Также сохранился старый хвост. В. Треххвостая форма — два хвоста объединены общим покровом. Старый хвост был отрезан (он регенерировал нижнюю ветвь с обрезанного конца) и два проксимальных позвонка, которые были повреждены. С. Дополнительная конечность *Triton cristatus* образовалась в результате ранения бедренной кости. D. Двойная ножка *triton cristatus* получена путем обвязки нитью регенерирующей культи. E. Ножка *Triton cristatus*. Пунктирные линии, указывающие, как была отрезана ступня. F. Регенерация того же самого. G. Другой способ отрезания ступни. H. Результат последней операции.

Тот же метод, который использовался для получения двойных хвостов у ящерицы, может быть использован и для получения двойных ног. Бедренная кость ломается в районе тазобедренного сустава, и мягкие части рассекаются над местом перелома. Затем, а лучше несколько позже, ногу ампутируют ниже места перелома. Из отрезанного конца регенерирует новая конечность, и в то же время из сломанной бедренной кости вырастает другая конечность ([рис. 43, С](#)). Тот же результат достигается, если в бедренной кости сделать разрез в области тазобедренного сустава, так что она сильно травмируется. Позже ногу отрезают ниже места повреждения. В результате получается двойная игра.

Ступни с нештатными пальцами также могут быть образованы искусственными ранами. Если отрезать первый и второй, а затем четвертый и пятый пальцы, как показано линиями на [рис. 43, E](#), так что часть предплюсны и часть большеберцовой и малоберцовой костей будут отрезаны (третий палец остается прикрепленным к оставшейся средней части), из поврежденной поверхности вырастет больше пальцев, чем было удалено, как показано на [рис. 43, F](#). Аналогичный результат может быть получен другим способом. Если первый и второй пальцы отсекаются косым разрезом ([рис. 43, G](#)), а затем после заживления раны третий, четвертый и пятый пальцы также отсекаются другим косым разрезом (при этом каждый раз удаляется часть предплюсны), регенерируется больше пальцев, чем было отсечено^[64] ([Рис. 43, H](#)).

Торнье предполагает, что двойные ножки, которые иногда образуются у эмбрионов — даже у млекопитающих — возникли в результате складки амниона, сужающей середину начала молодой ножки, точно так же, как это достигается искусственно путем привязывания веревки к растущему концу регенерирующей ножки тритона.

Во многих из этих случаев, когда двойная структура является результатом разделения детали по средней линии, завершение новой детали происходит точно так же, как если бы части были полностью разделены. Единственная особая проблема, с которой мы сталкиваемся в этих случаях, заключается в том, что такое удвоение возможно, пока кусочек остается частью остального организма. Это показывает, что различные части тела в значительной степени независимы в отношении их регенеративной способности и что местные условия часто могут определять формирование двойных структур.

В течение последнего десятилетия было показано, что двойные эмбрионы могут быть получены искусственно путем неполного разделения первых двух бластомеров. Дриш, Леб и другие продемонстрировали, что если первые две клетки яйцеклетки морского ежа разделить не полностью, то из каждой может получиться по одному эмбриону, и они останутся слипшимися. Уилсон показал на *amphioxus*, что тот же результат возникает, если первые две клетки частично разделить встряхиванием. Шульце показал на лягушке, что если на двухклеточной стадии яйцеклетку удерживать в перевернутом положении, *т.е.* с белой полусферой, обращенной вверх, то каждый бластомер дает начало целому эмбриону - два эмбриона соединяются иногда одним способом, иногда другим, как показано на [рис. 63](#). В этом случае оказывается, что результаты обусловлены вращением содержимого каждого бластомера, так что сходные части двух бластомеров разделяются. В яйце морского ежа и амфиокса гравитация не оказывает аналогичного действия на яйцо, но результаты, по-видимому, обусловлены механическим разделением бластомеров. Эти случаи двойных структур, образующихся в результате сегментации яйцеклетки,, по-видимому, принадлежат к той же категории, что и описанные выше для взрослых форм, особенно в тех случаях, когда фрагменты регенерируют путем морфалластики.

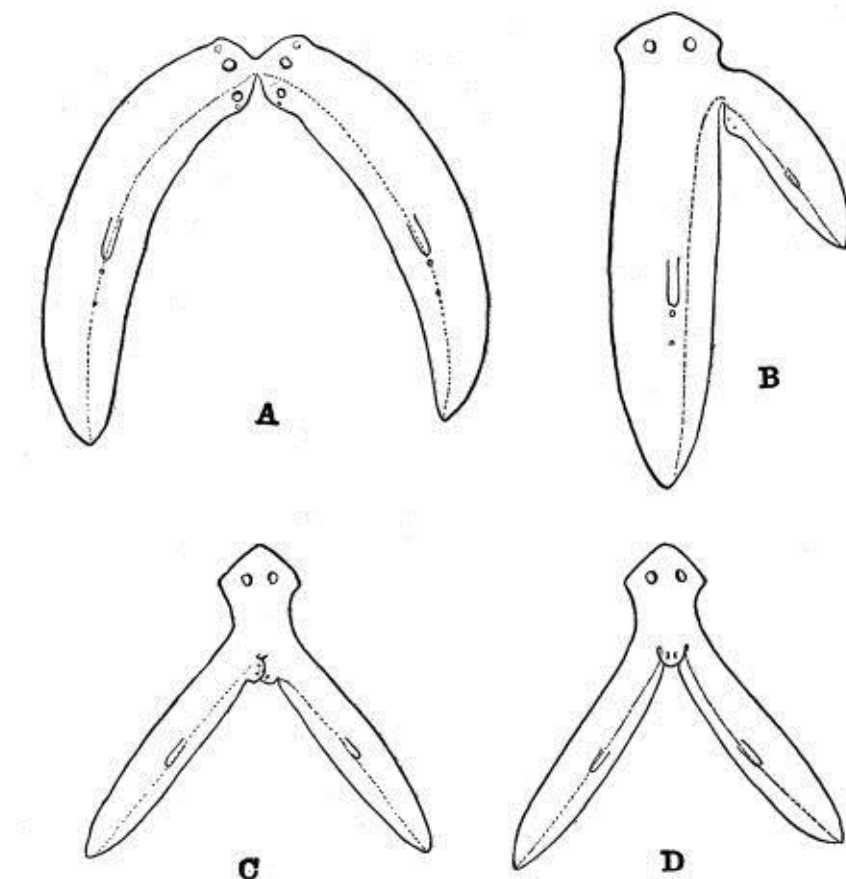


Рис. 44.—А. *Планарию лугубрис* разрезать пополам до области между глазами, восстанавливая полголовки. В. Такую же разрезать пополам с одной стороны от средней линии. Из кусочка поменьше образовалась новая головка. С. *Planaria maculata*, разделенная надвое. Это дало две головки под углом. D. Еще одна, которая дала одну головку под углом.

В связи с получением двойных структур следует упомянуть своеобразный метод формирования новых головок, впервые открытый Ван Дуйном у планарии. Он обнаружил, что если животное разрезать надвое по средней линии, оставив соединенными половинки только на конце головы, как показано на [рис. 44, D, C](#), то в углу между половинками может появиться одна или две новые головы. Я повторил этот эксперимент с тем же результатом и обнаружил, что это также может произойти, когда только часть частично отделяется от боковой части тела, как показано на [рис. 44, B](#). В эксперименте Ван Дуйна две новые головы не появляются, если разрез не распространяется далеко вперед, но если разделение распространяется на область между двумя глазами, может образоваться, как я обнаружил, по одному глазу с каждой стороны, которые образуют пару со старым глазом этой стороны ([рис. 44, A](#)). В данном случае очевидно, что каждая голова завершила себя со стороны разреза, причем завершение включает глаз и боковую часть головы, а также "мочку уха". Результат в этом случае получается такой же, как если бы кусочки были полностью разрезаны надвое. Если разрез не распространяется так далеко вперед, обычно возле угла образуются одна или две головы, каждая с парой глаз и парой мочек ушей ([рис. 44, C](#)). Иногда в самом углу образуется отдельная голова ([рис. 44, D](#)), и трудно сказать, принадлежит ли она одной или другой стороне, или же она общая для обеих сторон. Ван Дуйн говорил о двойной и одиночной головке последнего типа, которые он получил как гетероморфные структуры в том смысле, в каком Леб использовал этот термин. Согласно этому определению, гетероморфозис - это замена органа на орган, морфологически и физиологически непохожий на исходный, но это утверждение было сделано для того, чтобы охватить ряд различных явлений. Примерами гетероморфоза, которые Леб приводит в качестве иллюстрации этого явления, являются: образование гидранта на аборальном конце тубулярии, образование корней на месте стебля у антеннулярии и т.д. Формирование головок под углом у планарий, как мне кажется, не относится к этой категории. Скорее всего, это явление того же рода, что и образование новой головки сбоку от

продольной детали, и если это так, то новые головки в углу, следовательно, находятся в своем надлежащем структурном положении для новых головок, принадлежащих задним половинам. Даже если окажется верным, что одна головка может развиваться точно в самом углу и принадлежать обеим сторонам, это можно интерпретировать как продолжение того же принципа.^[65] Положение этой средней головы, повернутой назад, наводит на очевидное сравнение с образованием гетероморфной головы у *Planaria lugubris*, но, я думаю, более пристальное изучение покажет, что эти два случая различны. Гетероморфная головка получается только тогда, когда ее срезают близко к глазам. Если срезать немного позади этой области, обычно формируется задний конец. Но у червей, разделенных вдоль, голова под углом может быть сформирована на уровне, гораздо более удаленном кзади, чем глаза. Если расщепление распространяется на голову, то развивающиеся глаза являются дополнением к глазам старой части. Таким образом, наш анализ приводит к выводу, что головы или части голов у разделенных червей представляют собой не гетероморфные структуры, а дополнительные головы.

ГЛАВА VIII

САМОРАЗДЕЛЕНИЕ И РЕГЕНЕРАЦИЯ. ОТПОЧКОВЫВАНИЕ И РЕГЕНЕРАЦИЯ. АУТОТОМИЯ. ТЕОРИЯ АУТОТОМИИ

САМОделение как средство размножения широко распространено в животном мире. В некоторых случаях животное просто разрывается на куски, и впоследствии регенерация происходит таким же образом, как при разрезании животного на куски искусственным путем. В других случаях части постепенно отделяются, и в течение этого времени образуются новые части в результате процесса, напоминающего регенерацию после разделения. Несколько зоологов пытались показать, как процесс регенерации перед разделением произошел от регенерации после саморазделения. Наша цель - изучить здесь свидетельства в пользу этой гипотезы.

Изучение форм, размножающихся посредством саморазмножения, показывает, что этот процесс присутствует во многих группах животного царства. У одноклеточных форм этот метод присутствует повсеместно, а у многоклеточных деление отдельных клеток рассматривается как процесс, аналогичный способу размножения у простейших. Губки не размножаются путем саморазмножения. С другой стороны, у кишечнополостных мы обнаруживаем, что этот способ размножения присутствует у большинства форм. Гидра редко, если вообще делится, делится поперечным делением, и, хотя были описаны один или два случая продольного деления, не исключено, что они были начаты случайным расщеплением ротового конца. Известно, что гидромедузы, *Stomobrachium mirabile*, *Phialidium variabile*, *Gastroblasta Raffaelei* увеличиваются в размерах при делении.^[66] Некоторые актинии и многие кораллы делятся продольно, в то время как у сцифистомы *scyphomedusae* образуются свободно плавающие эфиры путем поперечных делений неподвижной стадии стробилы. Гребенофоры не делятся.

Известно, что некоторые пресноводные планарии размножаются делением, при этом хвостовой конец отламывается в области за старой глоткой. В одной форме,^[67] и, возможно, в других, восстановление может начаться до того, как произойдет разделение. Многие рабдокулярные планарии размножаются за счет перекрестного деления — разделение происходит ближе к середине тела. У этих форм участков более или менее полностью развиваются новые органы, прежде чем они отделяются. У трематод саморазделение не происходит. Разделение тела ленточного червя на проглоттиды может представлять собой процесс саморазделения, но проглоттиды не регенерируют после отделения.

Немерцианцы легко распадаются на части при грубом обращении или неблагоприятных условиях жизни, но вряд ли об этом можно говорить как о процессе добровольного саморазделения. Регенерация происходит у одних видов, но у других она несовершенна или отсутствует вовсе.

В группе кольчатых червей мы находим много случаев саморазделения, особенно у морских полихет и у пресноводных олигохет. Одной из наиболее интересных форм, относящихся к первой группе, является червь палоло, у которого плавающая безголовая форма, высвобождающаяся путем деления, служит для распределения половых продуктов. Впоследствии выясняется, что кусочек отмирает, не регенерируя новую головку. Если мы более подробно рассмотрим некоторые случаи саморазделения у кольчатых червей, мы обнаружим следующие интересные факты. У нереис задняя часть тела претерпевает значительные изменения в структуре, новый червь известен под другим названием, а именно. гетеронереис. В этой части червя вырабатываются яйцеклетки (или сперматозоиды), но он не отделяется от переднего конца как отдельная особь. В семействе сциллид изменения, происходящие на заднем или половом конце тела, часто сопровождаются неполовыми способами деления. У некоторых видов происходящие изменения аналогичны изменениям у нереис, и разделения не происходит; у других видов половая область отделяется от передней или неполовой областей. У сциллии, *после отделения*, на половом или заднем отделе развивается новая головка. Новый хвост также регенерируется неполой или передней частью, и

образуется столько новых сегментов, сколько утрачено. Новая задняя область может снова производить половые клетки и снова отделяться. У аутолитуса новая головка развивается на задней части *перед ее отделением*. Область разрастания также обнаруживается на заднем конце передней части. У некоторых видов в этой зоне размножения развиваются новые особи, и цепочка из целых шестнадцати червей может присутствовать до того, как отпадет первый образовавшийся. Еще более сложный процесс обнаружен у *mutiana*. Область непосредственно перед анусом удлиняется и дает начало большому количеству сегментов. Они образуют новую особь с головкой на переднем конце. Затем другая серия сегментов разрастается на заднем конце старого, или переднего червя, и непосредственно перед первой сформировавшейся особью. В этой области также образуется новая особь. Процесс продолжается, образуется цепочка особей, причем самая старая особь находится на заднем конце, а самая молодая - на переднем конце ряда. Каждая особь становится крупнее и производит больше сегментов на своем заднем конце. Репродуктивные органы появляются у каждой особи, и когда зародышевые клетки созревают, цепочка распадается.

Ни один из дождевых червей не размножается саморазмножением, хотя иногда, при неблагоприятных условиях, кусочки могут отщипываться на заднем конце.^[68] Поясничный отдел, с другой стороны, размножается путем самостоятельного деления, хотя оспаривалось, происходит ли это деление без вмешательства внешней травмы или какого-либо нарушения, или же это деление может происходить полностью по внутренним причинам, то есть спонтанно. Фон Вагнер показал, что в определенные сезоны поясничный нерв разрушается гораздо быстрее, чем в другое время, что может означать только то, что он более чувствителен к раздражителям в одно время, чем в другое.

Части, на которые распадается поясничный отдел, регенерируют после отделения. У другой формы, *Ctenodrilus monostylus*, деление происходит сначала в середине тела за поперечной перегородкой. Каждую половинку можно снова разделить таким же образом, и один и тот же процесс может повторяться снова и снова, пока некоторые кусочки не превратятся в один сегмент. Затем на каждой детали могут образоваться новые передний и задний концы. У *Ctenodrilus pardalis* каждый сегмент средней области тела сужается от одного спереди к другому сзади, и у каждого из них образуется новая головка на переднем конце и анальное отверстие на заднем конце. Затем червь распадается на несколько отдельных червей. В этой серии самостоятельное деление особи не связано с развитием половых форм, но, по-видимому, является чисто несексуальным методом размножения. У пиявок самораз деления не происходит, а у моллюсков случаев не известно.

У иглокожих несколько форм размножаются путем добровольного саморазделения. В хрупких звездах некоторые формы разделяются диском, разделяющимся на две части, одна из которых имеет два, а другая - три старых рукава. Затем каждая часть диска восстанавливает недостающую часть диска, а также дополнительные рычаги. У морских звезд руки могут быть отброшены в случае травмы, и, хотя у некоторых форм утраченная рука не восстанавливает новый диск, все же, по мнению нескольких авторов, у других видов она может регенерировать новое животное. Дэлиелл наблюдал процесс саморазделения у голотурий, при котором каждая часть производила новую особь, и более поздние наблюдатели подтвердили это открытие.

Не известно случаев саморазделения в группах многоножек, насекомых, ракообразных, пауков, полизоанов, плеченогих, enteropneusta или позвоночных.

Прежде чем обсуждать общие проблемы, связанные с предыдущими случаями, я хотел бы отметить, что, безусловно, поразительным фактом является то, что во всех или почти во всех этих случаях саморазделения рацион разделяется по кратчайшей оси, независимо от строения животного. Закон, аналогичный тому, который был сформулирован в связи с делением клетки, по-видимому, справедлив и для организма в целом, а именно: деление происходит, как правило, в наименьшем диаметре формы. Простейшие, в некотором смысле, исключены, поскольку, будучи одноклеточными формами, они подпадают под действие правила деления клетки. У

зубочелюстных мы находим актинии и кораллы, которые имеют короткие цилиндрические тела, разделяющиеся от ротового до аборального конца, в то время как более длинная сцифистома делится поперечно. Плоская, колоколообразная медуза, гастробласта, делится в орально-аборальной плоскости. Плоские черви и кольчатые черви делятся поперечно и, следовательно, в плоскости наименьшего сопротивления. Наиболее важные иллюстрации этого принципа представлены иглокожими. Те хрупкие звезды, которые делятся через диск, делают это в кратчайшем направлении, то есть от оральной к аборальной стороне, в то время как голотурии длинной цилиндрической формы делятся поперек тела и, следовательно, в структурной плоскости под прямым углом к плоскости хрупких звезд. Можно утверждать, что во всех этих случаях плоскость разделения - это та, на которой животное с наибольшей вероятностью будет разорвано надвое внешними факторами, но это, я думаю, всего лишь совпадение, и результат действительно обусловлен внутренними условиями. Разделение вызывается в большинстве случаев, а возможно, и во всех, сокращением мышц; и расположение мышц в связи с формой тела является реальной причиной этого явления.

Возвращаясь к общему вопросу о возникновении процесса разделения в различных группах, мы обнаруживаем, что почти во всех из них, в которых происходит саморазделение, оно проявляется в ряде различных форм в одной и той же группе. Этот процесс, по-видимому, характерен скорее для целых групп, чем для видов, и, поскольку доказательства такого рода имеют какую-либо ценность, они указывают на вывод о том, что этот процесс не обязательно является частным случаем адаптации к окружающей среде, поскольку виды, которые делятся, могут жить в очень разнообразных условиях.

Дальнейшее изучение фактов проливает определенный свет на связь между процессами саморазделения и возрождения. Следующие вопросы могут послужить нам ориентиром в нашем исследовании: —

(i) происходит ли регенерация только в тех группах, в которых саморазделение происходит как средство размножения; или, наоборот, саморазделение происходит только в тех группах, которые обладают способностью к регенерации?

(ii) Ограничивается ли регенерация в группах, использующих саморазделение в качестве средства размножения, теми областями тела, где происходит саморазделение?

(iii) Является ли регенерация столь же обширной в группах, которые не размножаются путем саморазмножения, как и в тех, которые размножаются?

(iv) Можем ли мы каким-либо образом объяснить наличие саморазделения в одних группах и его отсутствие в других?

(v) Какая связь существует между формами, которые готовятся к последующему саморазделению, и теми, которые этого не делают?

На первый вопрос легко ответить. Регенерация также обнаруживается почти у всех других групп, которые не размножаются путем саморазмножения, — как, например, у моллюсков, позвоночных и т.д. Можно ответить и на вторую половину вопроса. Все группы, которые размножаются путем саморазмножения, также обладают способностью к регенерации. [\[69\]](#)

Отвечая на второй вопрос, можно привести достаточно доказательств того, что регенерация никоим образом не ограничивается теми областями тела, в которых происходит саморазделение.

Отвечая на третий вопрос, можно сказать, что, хотя в группах, размножающихся путем саморазмножения, регенерация может присутствовать почти во всех частях тела, то же самое явление происходит и в других группах, которые не размножаются путем деления.

Четвертый вопрос сопряжен со многими трудностями, и наш ответ будет во многом зависеть от того, что мы подразумеваем под “учетом” процесса в определенных группах. Если вопрос интерпретируется как вопрос о том, почему животное делится? ответа дать невозможно. Если это означает спросить, можем ли мы понять, почему этот процесс был бы трудным или даже

невозможным в определенных группах, а не в других? тогда можно дать приблизительный ответ или, по крайней мере, сформулировать гипотезу. Во-первых, сила возрождения должна присутствовать в регионе, в котором происходит саморазделение, чтобы результат мог привести к формированию новых индивидов, или же быть приобретен в этом регионе вместе с приобретением средств для разделения. Пиявка ненамного сложнее морской кольчатой черви, однако она практически не обладает способностью к регенерации; следовательно, возможно, пиявки не могли размножаться делением до тех пор, пока они впервые не приобрели способность к регенерации. Во-вторых, при определенных формах разделение тела на две части привело бы к гибели одной или обеих частей из-за зависимости различных областей друг от друга. В таких формах, как позвоночные, насекомые, ракообразные и т.д., мы можем легко понять, почему это было бы так. Следовательно, размножение посредством саморазмножения невозможно, поскольку само по себе деление привело бы к разрушению организма. В-третьих, структура тела может быть такова, что процесс саморазделения был бы механически невозможен. Жесткая внешняя шерсть, как у морского ежа, в сочетании со слабым развитием мускулатуры тела, эффективно предотвратила бы саморазмножение животного.

У пятого вопроса много сторон. Это вовлекает нас, с одной стороны, в исторический вопрос о происхождении саморазделения, а с другой стороны, в обсуждение стимула, который вызывает не только разделение, но и изменения, предшествующие разделению в тех случаях, когда новая часть развивается до того, как происходит разделение.

Некоторые зоологи считают, что процесс саморазмножения, за которым следует регенерация, был отправной точкой для процесса размножения, которому предшествует регенерация. Фон Кеннел, например, утверждает, что таким образом возникло саморазделение у некоторых кольчатых червей. Он говорит: “Мы повсюду в животном мире признаем способность организмов заменять утраченные части, и мы называем это регенерацией. Она может быть развита в самой разной степени у животных, и, как правило, способностью к регенерации обладают только те части тела, которые все еще обладают органами, необходимыми для независимого существования. Чем выше организация животного, тем меньше у него способность к регенерации, возможно, потому, что разделение труда различных органов зашло так далеко, что обширные повреждения не поддаются восстановлению.... Нет никаких сомнений в том, что эта способность в высокой степени адаптивна для сохранения вида в неблагоприятных условиях, так что они гораздо успешнее справляются с борьбой за существование, чем животные, которые живут в тех же условиях, но не обладают способностью к регенерации.... Способность к регенерации, которая дает животному больше шансов в борьбе за существование и, следовательно, делает более уверенным продолжение существования и распространение вида, будет, как хорошо известно из многочисленных наблюдений, в высокой степени унаследована, более того, даже увеличена, так что его потомки будут обладать этой способностью в большей степени, чем их предки; и, как следствие, гораздо меньшего стимула (мотива) достаточно, чем вначале, чтобы вызвать разделение частей”. Показав, согласно обычной формуле, что процесс регенерации полезен и, следовательно, должен находиться под руководством естественного отбора, фон Кеннер переходит к показу того, как результат связан с внешним стимулом! Он спрашивает: “Могут ли случайные травмы объяснить результат (а именно разделение поясничного отдела, планарий и морских звезд), поскольку как мало морских звезд с регенерирующими руками по сравнению с огромным количеством неповрежденных особей? Не лучше ли нам поискать внешние стимулы, которые инициировали процесс саморазделения?” “Животные, которые развили способность к регенерации в результате длительного процесса наследования, приобретут вместе с этим свойство более легкой реакции на все внешние неблагоприятные условия. В некотором смысле чувствительность к таким раздражителям обостряется, и животное сразу же реагирует разрывом. Точно так же ухо хорошего музыканта становится более чувствительным благодаря практике. Если мы думаем об одном и том же раздражителе как о регулярно повторяющемся и как о том, что на него всегда отвечают одинаково, тогда мы можем рассматривать его как нормальное состояние

жизни животного, а его реакцию - как также нормальный процесс у животного. Если, например, разрушение поясничного отдела является следствием наступления холодов или других внешних условий, то организация этого животного должна реагировать разрушением в результате его адаптации к условиям, приобретенным по наследству. Саморазделение становится нормальным процессом в обычно повторяющихся условиях. Если организм привык реагировать на протяжении многих поколений, и, следовательно, его чувствительность стала высокоразвитой, будет видно, что на него может влиять малейшее изменение неблагоприятных условий, и хотя поначалу изменение может быть недостаточно сильным, чтобы вызвать деление животного, все же могут быть начаты вводные изменения, ведущие к делению, что, в свою очередь, облегчит деление, когда оно произойдет, и у животного, обладающего такой чувствительностью, будет больше шансов выжить. Это было бы так, если бы происходил медленный процесс сужения, так что во время отделения не образовывалось бы ран любого размера". "При дальнейшей передаче феномена может начаться частичная или даже полная регенерация до того, как произойдет разделение". "Мы находим подобные изменения в ряде форм, *Lumbriculus*, *Ctenodrilus monostylus*, *Ctenodrilus pardalis*, *Nais*, *Chaetogaster*. Представляется весьма вероятным, что серия возникла описанным способом. Возможно, зоологи обнаружат через несколько тысяч лет, что *lumbriculus* размножается так же, как в настоящее время *pais*." Таким образом, фон Кеннел пытается показать, как процесс регенерации, происходящий перед делением, развился из простого процесса распада в ответ на неблагоприятные условия. Воображаемый процесс затрагивает спорную почву, мягко говоря, на каждом шагу, и до тех пор, пока некоторые из задействованных принципов не будут поставлены на более безопасную основу, было бы невыгодно сколько-нибудь подробно обсуждать этот аргумент.

Мы никогда не должны упускать из виду тот факт, что организация подобного ряда, начинающегося с *lumbriculus* и заканчивающегося *chaetogaster*, является чисто произвольным процессом и не основывается на каких-либо исторических знаниях о том, как возникли различные методы или как они связаны, и, конечно, никто на самом деле не предполагает, что эти формы произошли друг от друга, но самое большее, что более сложные процессы, возможно, поначалу были подобны тем, которые показаны в других формах. Даже это предполагает предположения, которые далеки от подтверждения, и кажется безумием нагромождать предположение поверх предположения, чтобы построить нечто большее, чем воздушный замок.

РЕГЕНЕРАЦИЯ И БУТОНИРОВАНИЕ

В нескольких группах животных происходит процесс почкования, который проявляет определенные черты, мало чем отличающиеся от саморазделения. На самом деле трудно провести четкую грань между почкованием и саморазделением, и хотя несколько авторов пытались провести различие между этими двумя процессами, нельзя сказать, что их определения были полностью успешными. В определенных случаях возможно провести различие, которое может быть принято за типичное, но тех же различий может быть недостаточно в других случаях. Например, развитие новой особи на боковой стороне тела гидры является типичным примером почкования, в то время как распад поясничного отдела или планарии на части, которые образуют новые особи, является типичным примером деления. В общем, разница в этих двух процессах заключается в том, что почка начинается как небольшая часть родительского животного и увеличивается в размерах до тех пор, пока не приобретет типичную форму. Он может оставаться постоянно связанным с родителем или быть отделен. Под делением мы подразумеваем распад организма на две или более частей, которые становятся новыми особями, совокупностью продуктов деления, представляющих исходный организм. Фон Кеннел первым четко сформулировал это различие, и оно было также поддержано фон Вагнером, который попытался провести четкое различие;^[70] но, как указал фон Бок, существуют формы, такие как *rugosoma* и *salpa*, у которых неполовой способ размножения имеет обе особенности, и у *Syllis ramosa* особи, по-видимому, отпочковываются с боков, в то время как у других кольчатых червей происходит процесс деления. Поэтому фон Бок предполагает, как более вероятное, что почкование и

саморазделение - это всего лишь разные явления одного и того же фундаментального процесса. Я думаю, было бы лучше пойти еще дальше, чтобы очистить это утверждение от возможного исторического подтекста, и заявить только, что в этих двух процессах задействованы одни и те же факторы.

Почкование происходит в нескольких группах животного царства. У простейших есть многочисленные случаи, такие, например, как у *poctiluca*. У губок образуются почки, которые в большинстве случаев идут на создание колонии. У кишечнополостных случаи бокового почкования обнаружены почти во всех основных группах, и у одной и той же особи, как и у *scyphistoma aurelia*, фактически происходит как почкование, так и деление. У *polyzoa*, у асцидий и у *cephalodiscus* происходит боковое почкование. У рабдокоэльных турбеллярий и у некоторых кольчатых червей мы находим цепочки новых особей, образующихся в результате процесса, который часто называют почкованием. Удобно, однако, отличать эти случаи осевого почкования от случаев бокового почкования; поскольку, хотя оба они предполагают увеличение продукции по сравнению с исходным животным, осевые соотношения в боковых почках устанавливаются в новой плоскости, в то время как при осевом почковании главная ось нового животного является частью оси старого, и это различие может включать различные факторы. Процесс почкования не происходит у насекомых, пауков, ракообразных, моллюсков, гребневиков, плеченогих, нематод, позвоночных или у ряда других более мелких групп.

Это исследование показывает, что существуют группы, в которых имеют место оба процесса, а именно. зубчатые, планарии, кольчатые черви; и другие, у которых происходит только почкование, а именно. асцидии, *polyzoa*, головоногие; и по крайней мере одна группа, в которой происходит деление, но не почкование, - иглокожие. Очевидно, что из наличия процесса почкования в животном царстве мы не можем сделать никаких выводов относительно его связи с делением или регенерацией.

Было указано, что у цветковых растений, у которых рост происходит посредством почек, способность к конечной регенерации развита очень слабо, и ее отсутствие иногда объясняют тем, что новый рост происходит посредством развития боковых почек. Если под этим утверждением подразумевается, что при наличии почек может происходить подавление регенерации в других регионах, то в этом утверждении может быть определенная доля правды. Если, однако, подразумевается, что *поскольку* растение приобрело способность воспроизводить новые части посредством почек, оно, следовательно, утратило способность к регенерации другими способами (или никогда не развивало способность к регенерации), тогда аргумент, я думаю, ошибочен; поскольку мы обнаруживаем, что даже у цветковых растений новые почки иногда возникают из новой части, или каллуса, который образуется на срезанном конце, и этот процесс напоминает настоящий регенеративный процесс. Мы также обнаружили, что гидроиды, образующие боковые почки, также свободно регенерируют с открытого конца. Но в настоящее время мы находимся в таком неведении относительно причин, вызывающих почкование организмов, что обсуждение этих возможностей вряд ли было бы полезным.

АУТОТОМИЯ

Процесс аутоотомии отличается от процесса саморазделения только по степени. При аутоотомии отброшенная часть не дает нового животного. Отламывание хвоста ящерицы у основания, если повреждена внешняя часть, является примером типичного процесса аутоотомии. Отбрасывание ноги краба, если нога повреждена, также является еще одним типичным случаем аутоотомии. У основания ножки краба имеется определенный сустав, через который всегда происходит отделение (рис. 45, А 1-1). Место перелома находится в середине второго сегмента от основания ножки, где на внешней стороне ножки находится кольцевидная бороздка, отмечающая место перелома. Сравнение ножек краба с ходячими ногами раков или омаров показывает, что желобок на ножках краба соответствует суставу на ножках двух других форм. У раков и омаров ходячие ножки обычно отламываются на том же уровне, хотя и далеко не так легко и с такой уверенностью, как у крабов. Первая пара ножек раков и омаров, несущих большие клешни, также имеет отламывающийся сустав у основания ножки, подобный тому, что есть у ножки краба, и эти ножки отламываются у живого животного всегда в месте отламывания.

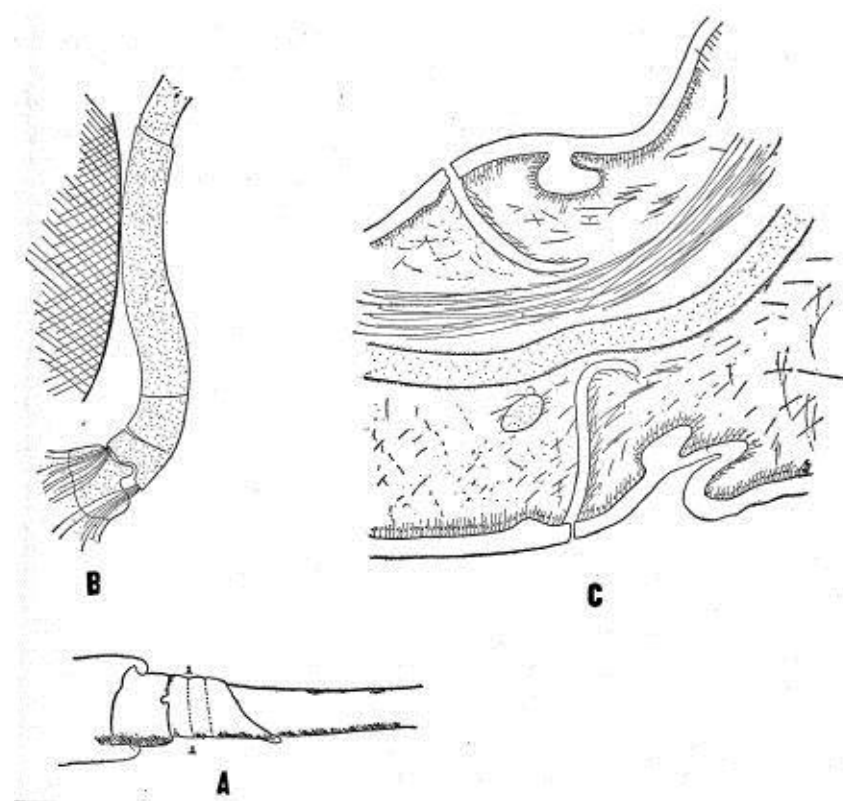


Рис. 45.—А. В честь Эндрюса. Основание ножки краба, чтобы показать ломающийся сустав, 1-1. В. После Фредерика. Схема ноги краба, показывающая, как происходит аутоотомия. С. По Эндрюсу. Продольный разрез основания лапы для демонстрации вывернутой хитиновой пластины в месте разлома.

Реомюр первым зафиксировал, что если ножка рака или краба отрезана снаружи от отламывающегося сустава, то позже ее всегда выбрасывают в месте отламывания. Фредерик тщательно изучил способ, которым отбрасывается нога у краба, *Carcinus maenas*. Он обнаружил, что перелом происходит не в самой слабой части ноги, поскольку нога мертвого краба выдерживает вес от 3 с половиной до 5 килограммов, что примерно в сто раз превышает вес тела краба. Когда вес увеличивается до точки, при которой нога ломается, это происходит между корпусом и первым сегментом или между первым и вторым сегментами. Когда она отламывается таким образом, края неровные и остаются в рваном состоянии; но когда животное отбрасывает ногу в месте перелома, остается гладкая поверхность, покрытая, за исключением центра, тонкой кутикулой. Через отверстие в центре этой кутикулы нерв и кровеносный сосуд проходят к

дистальной части ноги. При отрыве ноги происходит очень небольшое кровотечение, но если нога отрезана или отломана на любом другом уровне, кровотечение намного сильнее. Фредерик изучил физиологическую сторону этого процесса и обнаружил, что он является результатом рефлекторного нервного акта. Он обнаружил, что при повреждении мозга животного нога все еще может быть отброшена, но при повреждении брюшного канатика рефлекторного действия не происходит. Рефлекс обычно вызывается травмой ноги, которая запускает нервный импульс к брюшному нервному канатику, и от этого обратный импульс посылается к мышцам той же ноги, заставляя мышцы в области ломающегося сустава сильно сокращаться, и результатом их сокращения является перелом ноги. Если мышцы повреждены в первую очередь, ногу нельзя выбросить. Эндрюс, который изучал структуру разрывного сустава у паукообразного краба, обнаружил, что существует плоскость разделения, проходящая внутрь от канавки на поверхности. Эта плоскость образована узким пространством между двумя хитиновыми перепонками, которые на своих внешних концах сливаются с общим хитиновым покрытием ноги (рис. 45, С). Когда ножка отрывается, одна половина двойной мембраны остается прикрепленной к основанию ножки, а другая - к той части, которая утрачена. Эта вывернутая мембрана, по-видимому, соответствует выверту поверхностной кутикулы в области суставов. Расположение мышц в разрывающем суставе показано на рис. 45, Б. Верхняя мышца - это мышца-разгибатель ноги, и при ее сокращении происходит разрыв. Когда она сжимается, нога прижимается к боковой части тела, которая, как предполагается, должна оказать сопротивление, необходимое для отрыва ноги. Если нога удерживается противником, это может оказать мышце достаточное сопротивление, чтобы вызвать перелом.

У многих крабов нога не отрывается, если ее просто подержать, а только после травмы. Даже самый дистальный сегмент может быть отрезан, а ножка остается прикрепленной, и иногда она не теряется после того, как отрезан дистальный конец предпоследнего сегмента. Если краб привязан за одну ногу, он не выбросит свою ногу, чтобы убежать, если только в волнении краб не подвернет ногу или не сломает ее. Насколько обычно это справедливо для всех крабов, сказать невозможно. Херрик говорит: “Непреднамеренные эксперименты по аутоотомии часто проводились путем привязывания омара или краба за его большие клешни. Животное, конечно, убегает, оставляя после себя только ногу. Когда омаров вытаскивают из воды за клешни, или когда клешню отщипывает другой омар, или во время упаковки, особенно для зимнего рынка, они часто ‘выбрасывают клешню’, и, как говорят, транспортировка омаров в это время года сопряжена со значительными потерями”. Большие клешни омара довольно тяжелые, основание относительно маленькое в месте отлома, и может случиться так, что просто вес клешни, когда она выходит из воды, может натянуть ножку так, что она отломится, — нога травмируется под действием собственного веса. Похоже, что в естественных условиях омар довольно часто теряет свои клешни. Ратберн^[71] утверждает, что “из ста образцов, собранных в целях естественной истории в заливе Наррагансетт в 1880 году, целых 25 процентов потеряли по когтю на каждого, а некоторые - оба когтя”. Херрик^[72] сообщает, что “в общей сложности из 725 омаров, пойманных в Вудс-Холле в декабре и январе 1893-1894 годов, пятьдесят четыре, или 7 процентов, отбросили одну или обе клешни”.

Часто наблюдается аутоотомия рук морских звезд.^[73] Рычаги во многих формах отходят очень близко к основанию. Если животное просто держать за руку, оно не отламывается, но при травме сжимается и отваливается. Потерянная рука не регенерирует новую морскую звезду в большинстве форм, но, как указано на странице 102, зафиксировано несколько случаев, когда рука, по-видимому, обладает такой способностью. Кинг обнаружил, что из общего числа 1914 морских звезд (*Asterias vulgaris*) у 206, или 10,76%, были новые руки, и все они, за одним исключением, выросли из основания руки. Рост новой руки от основания происходит быстрее, как показано на рис. 38, А, чем при регенерации руки с более дистального уровня; но в последнем случае рука, несмотря на ее более медленный рост, может завершиться раньше, чем это сделает другая рука, которая возникает в то же время из основания старой руки. Следовательно, в этом

отношении нет очевидного преимущества с точки зрения регенерации в том, чтобы отбрасывать поврежденную руку ближе к диску.

У звездообразных (офиуров) рука отламывается с большей легкостью и на любом уровне. Если руку просто держать и сжимать, она, в некоторых формах, отломится непосредственно от того места, где ее держат. Если снова придержать сломанный конец, отломится еще один маленький кусочек, и таким образом рука может быть подвергнута аутотомии, кусочек за кусочком, до самого основания. Регенерация может происходить из любой области, но пока не было сделано никаких наблюдений за относительной скоростью роста новой руки на разных уровнях.

Одним из наиболее примечательных случаев аутономии является случай у голотурий, при котором органы кювье и даже все внутренние органы могут быть извлечены, когда животное потревожено. Восстанавливается новый пищеварительный тракт.^[74]

Известно, что некоторые из многоножек теряют ноги в определенной области у основания, и что они обладают способностью отбрасывать ногу в этой области, если она повреждена. Я часто наблюдал, что ножки *щипцов Скутигеры* отрываются, если их держать или травмировать, и даже когда животное бросает в смертельную жидкость. У насекомых плазмиды, или трости, также отбрасывают свои ножки в определенном суставе, как описано Скаддером, а позже Бордажем и еще позже Годельманом. Как давно известно, новые ноги регенерируются из культи старой ноги.^[75] Другие насекомые не обладают способностью отбрасывать свои лапки, и у нас есть лишь несколько наблюдений, которые показывают, что лапки, если они потеряны, могут быть восстановлены. У таракана известно, что лапка может регенерировать, если ее потерять или отрезать, и что регенерируется меньше сегментов, чем у нормального животного. Ньюпорт обнаружил, что настоящие ножки гусеницы регенерируются на стадии куколки, если они были предварительно отрезаны.

Еще один пример аутономии обнаружен у белых муравьев, которые обламывают свои крылья у основания после брачного полета. В этом регионе существует определенная и заранее сформированная плоскость разрыва. Настоящие муравьи также теряют крылья после брачного полета, но, по-видимому, не существует определенной плоскости разрушения, так что этот процесс вряд ли можно назвать аутономией. Эти случаи также отличаются от других случаев аутономии тем, что утраченные части тела не восстанавливаются.

Было замечено^[76], что если лапу тарантула отрезать в любом другом месте, кроме тазобедренной кости, животное откусывает раненую лапу челюстями до тазобедренной кости. У других пауков этого не происходит, хотя Шульц заметил, что когда ноги теряются в естественных условиях, их в большинстве случаев находят отломанными в тазобедренном суставе. Шульц также обнаружил, что ноги лучше восстанавливаются в этой области, чем в любой другой. Я думаю, было бы опрометчиво без дополнительных доказательств делать вывод, что привычка тарантула откусывать раненую ногу до тазобедренной кости была приобретена в связи с лучшей регенерацией ноги в этом месте. Вполне возможно, что травма может побудить животное откусить ногу как можно дальше, что может касаться тазобедренного сустава. Было бы, конечно, очень примечательно, если бы этот паук приобрел эту привычку в связи с лучшей регенерацией ноги у основания, поскольку нога, по-видимому, также может регенерировать на любом уровне, как у эпейридов.

В этой же связи я могу отметить, что у рака-отшельника я часто наблюдал, что когда ногу отрезают снаружи от отламывающегося сустава, если ногу не отбросить сразу, клешни первых ног цепляются за культю и, потянув за ногу, оказывают достаточное сопротивление, чтобы нога отломилась в отламывающемся суставе. Я не могу поверить, что этот инстинкт имеет какое-либо отношение к лучшей регенерации ноги в тазобедренном суставе, какой бы привлекательной ни казалась такая гипотеза.

Ряд авторов указывали, что при определенных условиях возможность сбросить часть тела и тем самым убежать от врага является очевидным преимуществом для животного. Было высказано предположение, что если краба схватить за ногу, животное может время от времени спасать свою жизнь за счет своей ноги; а поскольку краб обладает способностью регенерировать новую ногу, то в конечном итоге жертва приносит ему пользу. Предполагалось, что голотуриец, выбрасывающий свои внутренности, должен был предложить достаточную награду своему голодному врагу и избежать смертной казни за счет своего пищеварительного тракта. Таким образом, показав, что процесс аутоотомии полезен, утверждается, что он, должно быть, был приобретен в процессе естественного отбора! Столь же распространенным мнением является то, что аутоотомия является приспособлением для регенерации, поскольку в определенных случаях, как в случае с ножкой краба, в месте перелома сустава создаются лучшие условия для последующей регенерации, чем при ампутации в любой другой области. Поскольку кровотечение происходит меньше, когда нога краба отрывается в месте перелома, и поскольку рана закрывается быстрее, когда рука морской звезды теряется у основания, предполагается, что в обоих случаях мы имеем дело с адаптацией к несчастным случаям и что адаптация была приобретена естественным отбором.

Рассмотрение этих вопросов еще раз вовлекает нас в обсуждение теории естественного отбора. В другом месте (стр. 108-110) была предпринята попытка показать, что мы не вправе предполагать, что, поскольку процесс полезен, следовательно, он должен был быть приобретен посредством естественного отбора. Даже если допустить, что теория естественного отбора верна, из этого не следует, что все полезные процессы возникли под ее руководством. Поэтому мы можем оставить общий вопрос в стороне и спросить, мог ли процесс аутоотомии возникнуть в результате естественного отбора (допуская, что такой процесс существует, ради настоящего аргумента), или же аутоотомия должна быть вызвана чем-то другим.

Если мы предположим, что ножка некоторых отдельных раков или крабов, например, легче отламывалась при ранении в одном месте, чем в другом, и что регенерация происходила так же или даже лучше в этом регионе, чем в любом другом, и если мы далее предположим, что у тех животных, у которых это произошло, было бы больше шансов выжить, чем у их собратьев, то, по-видимому, из этого следует, что со временем выжило бы больше представителей этого вида животных. Но даже этих предположений недостаточно, поскольку мы должны также предположить, что эта конкретная вариация с большей вероятностью имела место у потомков тех, у кого она была развита лучше всего, и что среди тех форм, которые выжили, у некоторых тот же механизм был развит в еще более высокой степени, и, если бы снова начался процесс отбора, был бы сделан дальнейший шаг в направлении аутоотомии. Я думаю, это справедливое, хотя и краткое изложение общепринятого аргумента относительно того, как происходит процесс естественного отбора. Но давайте посмотрим дальше и посмотрим, действительно ли результаты могут быть реализованы так, как представлялось, закрыв на данный момент глаза на количество предположений, которые необходимо сделать для того, чтобы изменение могло произойти. Я полагаю, будет нетрудно показать, что даже при таких предположениях результат не мог быть достигнут. Во-первых, не учитываются крабы, которые не пострадали в каждом поколении, и среди них, правда, будут некоторые, у которых конкретная вариация развита так же хорошо, как и у лучших среди тех, которые были ранены, а у других состояние среднее, но будут и другие, у которых возможности развиты менее высоко, и два последних класса, согласно гипотезе, будут более многочисленными, чем у представителей первого класса. Неповрежденные крабы также будут иметь преимущество в том, что касается размножения и сопротивления атакам своих врагов, по сравнению с теми, которые были ранены, и, следовательно, у них, а не у раненых, будет больше шансов оставить потомство. Даже если некоторые из тех, кто был ранен и отбросил ногу в самом выгодном месте, будут скрещиваться с неповрежденными крабами, все равно ничего или очень мало можно будет получить, потому что, согласно принципам Дарвина, скрещивание такого рода вскоре вернет крайние вариации к средним.

Процесс естественного отбора мог бы в лучшем случае привести к результату только при условии, что все крабы в каждом поколении теряют одну или несколько своих ног, и среди них выживают только те, у которых нога отламывается в наиболее выгодном месте; но такого массового повреждения не происходит, как показали прямые наблюдения. В любой момент времени лишь небольшой процент, около десяти процентов, имеют регенерирующие ноги, и поскольку время, необходимое для полной регенерации ноги, даже летом, довольно длительное, этот процент должен давать приблизительное представление о степени подверженности травмам. Странно, что те, кто без обиняков утверждает, что, поскольку аутономия - полезный процесс, следовательно, она должна была быть приобретена путем естественного отбора, не потрудились разобраться, как это могло произойти. Если бы они сделали это, я не могу не верить, что они увидели бы, насколько велики трудности, стоящие на этом пути.

Еще одна трудность возникает, когда мы обнаруживаем, что каждая нога краба имеет один и тот же механизм. Если мы отвергнем как абсурдную идею о том, что естественный отбор развил в каждой ноге одинаковое строение, тогда мы должны предположить, что у краба все ноги изменяются в одном направлении одновременно; и если это верно, то очевидно, что принцип изменчивости должен быть гораздо более важным фактором в результате, чем отбор наиболее экстремальных вариаций. Те же самые законы, которые определяют, что один индивид изменяется в полезном направлении дальше, чем другие индивиды, могут, в конце концов, объяснять всю серию изменений. Если на это ответить, что естественный отбор не принимает во внимание причины различий в индивидуальных вариациях, это значит признать, что он откровенно не учитывает те самые принципы, которые сами по себе и без помощи какого-либо такого предполагаемого процесса, как естественный отбор, могут привести к результату. Ламаркианский принцип использования и неиспользования не дает объяснения аутономии, поскольку область ломающегося сустава не является самой слабой областью ноги или местом, в котором нога с наибольшей вероятностью может быть повреждена.

Мы не можем считать аутономию фундаментальным свойством живых существ, поскольку она происходит только в особых условиях и в особых областях тела. Хотя можно было бы проследить аутономию ног ракообразных, многоножек и насекомых до общей предковой формы, все же это крайне маловероятно, поскольку процесс происходит лишь у относительно небольшого числа форм в каждой группе. Аутономия крыльев белых муравьев, которая происходит вдоль ранее существовавшей линии разрыва, несомненно, была независимо приобретена в этой группе. Отламывание конца ножки у улитки *helicarion* также является особым приобретением в группе моллюсков.

Бордаж предположил, что развитие разрывного сустава у основания ножки фазмид было приобретено в связи с процессом линьки. Он заметил, что в течение этого периода нога в некоторых случаях не может быть успешно извлечена через небольшую базальную область; и, следовательно, если бы она не могла отломиться, животное оставалось бы прикрепленным к старому экзоскелету. Он убегает ценой потери ноги. Животное, научившееся отламывать себе ногу в этих условиях, может также воспользоваться тем же механизмом, когда нога удерживается или ранена, и таким образом убежать от своего врага. Тот факт, что ракообразный сустав имеется только на большой первой паре ног, по-видимому, говорит в пользу этой интерпретации, но у краба такой же механизм для тонких ходячих ног, которые, как можно было бы предположить, можно было бы легко извлечь из старого покрова. Следует также помнить, что мы не знаем, подействует ли перелом сустава у основания ноги краба и рачьих раков в момент извлечения ноги из старого экзоскелета, если только нога не была сначала повреждена вне сустава.

Наш анализ приводит к выводу, что мы не можем объяснить феномен аутономии ни только внутренними причинами в смысле того, что он является общим свойством протоплазмы, ни внешней причиной в смысле реакции на травму или потерю в результате несчастного случая. Казалось бы, тогда остается только одна возможность, а именно, что это результат того и другого

вместе, или, другими словами, процесс, который животное приобрело в связи с условиями, в которых оно живет, или, другими словами, адаптивная реакция организма на условия его жизни.

Однако в настоящее время мы не в состоянии продвинуть эти вопросы дальше, поскольку, каким бы вероятным ни казалось, что животные и растения могут приобретать характеристики, полезные для них в их особых условиях жизни, и все же недостаточно важные, чтобы быть решающими в борьбе не на жизнь, а на смерть, все же в настоящее время мы не можем утверждать, как это могло произойти в ходе эволюции. Ибо, каким бы правдоподобным ни казалось, что полезная структура была создана в результате взаимодействия между организмом и окружающей средой, мы не можем позволить себе упустить из виду другую возможность, а именно. что структура или действие, возможно, возникли независимо от окружающей среды, но после того, как они появились, организм адаптировался к новой среде, к которой его новые характеристики сделали его лучше приспособленным. Если верен последний вариант, то мы напрасно пытались бы выяснить, каким образом взаимодействие с окружающей средой привело к адаптации. Это отношение было бы не причинным в физическом смысле, а результатом отношения другого рода, а именно. ограничение организма окружающей средой, в которой он может продолжать существовать и оставлять потомков.

ГЛАВА IX

ПРИВИВКА И РЕГЕНЕРАЦИЯ

При объединении частей одного и того же или разных животных или растений появляется возможность изучить ряд важных проблем, связанных с регенерацией привитых частей. Эксперименты Трембли по прививке частей гидры относятся к числу самых ранних зарегистрированных случаев объединения частей разных животных, хотя у растений процесс прививки известен давно.^[77] Трембли обнаружил, что если гидру разрезать надвое, части можно воссоединить с помощью их разрезанных поверхностей, и в результате получается целое животное. Регенерация не происходит там, где был заключен союз. Ему также удалось объединить переднюю половину одной особи с задней половиной другой особи и снова произвести единую особь. Ему не удалось добиться постоянного союза между различными видами.

Совсем недавно Ветцель провел ряд различных экспериментов по объединению частей *hydra*. Он обнаружил, что если две гидры разрезать надвое, то две передние части могут быть объединены поверхностями аборального среза (рис. 46, В), а две задние части также могут быть объединены поверхностями орального среза (рис. 46, А). Слияние этих “одинаковых концов” происходит так же легко, как и при соприкосновении противоположных концов, как в экспериментах Трембли. Однако впоследствии происходят регенеративные изменения. Когда, например, две передние части соединяются своими аборальными концами, через два-три дня на линии соединения или вблизи нее развиваются один или два отростка, которые становятся новыми ногами, и впоследствии две особи могут разделиться. Когда две задние части соединяются своими ротовыми поверхностями, обычно образуется двойной круг щупалец, по одному с каждой стороны от линии соединения. Затем кусочки раздвигают, и получается две гидры.^[78] В другом эксперименте у гидры вырезали голову и часть стопы, а голову разворачивали и прививали ее аборальной поверхностью к аборальной поверхности среднего куска. Другое животное разрезали надвое посередине, и задняя половина была привита своим оральным концом к оральному концу средней части. Таким способом была получена новая искусственная особь, как показано на рис. 46, С, со средней частью тела в обратном направлении по сравнению с ориентацией двух наконечников.^[79] Соединение трех частей было настолько совершенным, что даже вздутие или сужение не указывало на места сращения. Через шесть дней в месте соединения задней и средней частей появилась нормальная почка, которая дала начало новой гидре, которая отделилась через несколько дней. Сложное животное было здоровым и съело много дафний. За ним наблюдали в течение двадцати четырех дней, и оно выглядело нормально, выпустив еще несколько бутонов.

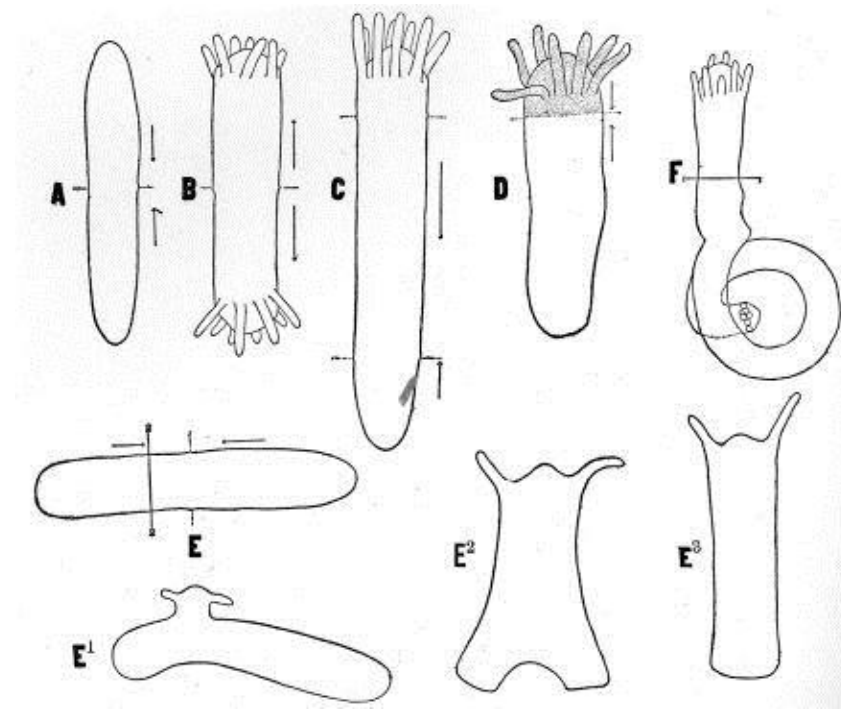


Рис. 46.—А. Две задние части гидры, соединенные своими ротовыми концами. В. Две передние части гидры, соединенные своими аборальными концами. С. “Длинная гидра”, полученная путем соединения трех частей; средняя часть перевернута. D. После Пиблза. Два задних куса коричневой гидры соединены ротовыми концами, и один отрезан у места соединения. Из разреза развился новый передний конец, аборальная поверхность. F. После Пиблза. Соединение питательного и защитного полипов гидрактинии. Впоследствии прежнюю отрезали по линии 1-1. E. Соединение двух задних частей гидры ротовыми концами. Впоследствии один кусок отрезают по линии 2-2. E¹. Новая головка регенерировала в области соединения, а ножка - с конца аборального среза. E², E³. Слияние двух частей в единую гидру.

В других экспериментах такого же рода ножка обычно развивалась там, где две аборальные поверхности сходились вместе, а головной конец отделялся от остальной части детали. В другом случае рот и щупальца появились в том месте, где соединялись ротовые концы.

В эксперименте другого рода передние концы двух гидр были отрезаны и соединены их аборальными поверхностями; затем один из компонентов был разрезан надвое, сразу за кольцом щупалец. Через пять дней на разрезанном ротовом конце появились два коротких крючковидных отростка. Они образовали лапку, с помощью которой животное зафиксировалось. В этом случае будет видно, что ножка развилась из орального конца. Результат сам по себе может не считаться достаточным для того, чтобы показать, обусловлено ли развитие ножки на оральном конце кусочка влиянием другого компонента или это просто случай гетероморфоза, не имеющего связи с присутствием другого компонента. Поскольку гетероморфозис никогда не наблюдался у отдельных фрагментов гидры, есть вероятность, что результат каким-то образом связан с присутствием другого компонента. Пиблз провел ряд экспериментов, в которых этому моменту уделялось особое внимание. Пятнадцать передних частей были соединены попарно их аборальными поверхностями среза, а затем один компонент был разрезан пополам, оставив открытым оральный конец. Из этого количества пять кусочков образовали новую головку на поверхности разреза, и кусочки прикрепились ножкой, которая образовалась в месте соединения. Два других не регенерировались на поверхности среза, а закрепились, как и раньше, и не регенерировались и не закрепились на конце среза. Три из них прикрепились к разрезу на поверхности рта, но ни у одного из них не развилась характерная ножка. Тем не менее, результат показывает, что присутствовало некоторое влияние, которое препятствовало развитию рта и щупалец на конце ротового среза, поскольку они всегда развиваются отдельными кусочками. В другой серии экспериментов задние концы соединяли их оральными поверхностями, а затем одну из двух частей разрезали надвое (рис. 46, E). В области соединения развились новый отросток и

щупальца, а на поверхности аборального разреза - ножка, как показано на [рис. 46, E1](#). В результате получился организм с одним ртом и кольцом щупалец, двумя телами и двумя ногами. Тела вскоре начали срастаться ([рис. 46, E2](#)) в единое целое, а когда слияние распространилось на область ступней, они также слились в единую структуру ([рис. 46, E3](#)), так что получилась единая гидра.

В другом эксперименте двадцать два задних конца соединили таким же образом, а затем один из двух компонентов разрезали надвое. В пяти случаях на аборальном конце меньшего фрагмента образовалась одиночная головка ([рис. 46, D](#)). В данном случае очевидно, что соединение двух частей стало фактором, приведшим к развитию аборальной головки. Еще один из трансплантатов образовал аборальную головку, а также один в области соединения. Остальные шестнадцать трансплантатов дали новые головки, если они вообще развились, только в области соединения. Пиблз утверждает, что регенерация аборальных головок происходит только тогда, когда один компонент отрезается вблизи области соединения двух частей.

В целом, в отношении этих экспериментов на гидре можно утверждать, что когда части соединяются в одном направлении, то есть непохожими поверхностями, образуется единый индивидум, и там, где было произведено соединение, регенерации не происходит, но когда сходные поверхности соединяются, хотя может получиться совершенное соединение, процесс регенерации происходит позже, на линии соединения или вблизи нее. Даже наличие поверхностей среза на одном или обоих концах соединенных компонентов, как правило, не влияет на результат, хотя в некоторых случаях это может изменить его, вплоть до того, что гетероморфная регенерация может происходить из одной детали. Иногда это приводит к подавлению регенерации на линии объединения. Эксперименты, возможно, не показывают окончательно, происходит ли гетероморфозирование меньшего компонента из-за того, что полярность большего компонента влияет на изменение меньшего, или же закрытие орального конца меньшего компонента (путем его соединения с другим) приводит к результату. Учитывая все обстоятельства, мне кажется, что более крупный компонент напрямую повлиял на другой.

Кинг обнаружил, что если две задние части гидры соединить поверхностями ротовых разрезов, а затем, после того как они срослись, *обе части* отрезать *вблизи* линии сращивания, из маленького кусочка развивается *единая гидра*, с ногой на одном конце и щупальцами на другом. Если отрезать только один из кусочков *вблизи* линии сращивания, из его ротовой поверхности, как обнаружил Пиблз, вырастает новая головка. Если два передних конца соединить их аборальными поверхностями среза, а затем позже оба срезать вблизи линии сращения, из маленького двойного кусочка развивается единая гидра. Если один из компонентов отрезан вблизи линии соединения, из конца орального среза образуется ножка. Если в любом из случаев разрез производится на некотором расстоянии от линии соединения, то каждая поверхность разреза приобретает свою типичную структуру. Эти эксперименты не оставляют сомнений относительно влияния большего куска на меньший. Особенно интересно формирование одной особи из двух коротких частей, соединенных в противоположных направлениях. В этом случае мы должны предположить, что одна фигура оказывает более сильное влияние на комбинацию (возможно, потому, что она немного больше) и определяет поляризацию другой фигуры.

Кинг обнаружил, что, когда две задние части соединяются своими ротовыми концами, регенерация одной или двух головок часто происходит на линии соединения ([рис. 47, B, B1, B2](#)), как обнаружил Ветцель. Если темно-зеленую особь соединить со светло-зеленой, то можно увидеть, что во многих случаях новые головы формируются обоими компонентами, как показано на [рис. 47, B1](#). Позже один из задних концов рассасывается, и половинки могут затем отделиться ([рис. 47, B1, B2](#)). Если объединить несколько частей, как показано на [рис. 47, E](#), то может образоваться несколько головок, и одна или несколько из них могут иметь двойное происхождение. В случаях такого рода не наблюдалось никаких признаков отделения кусочков.

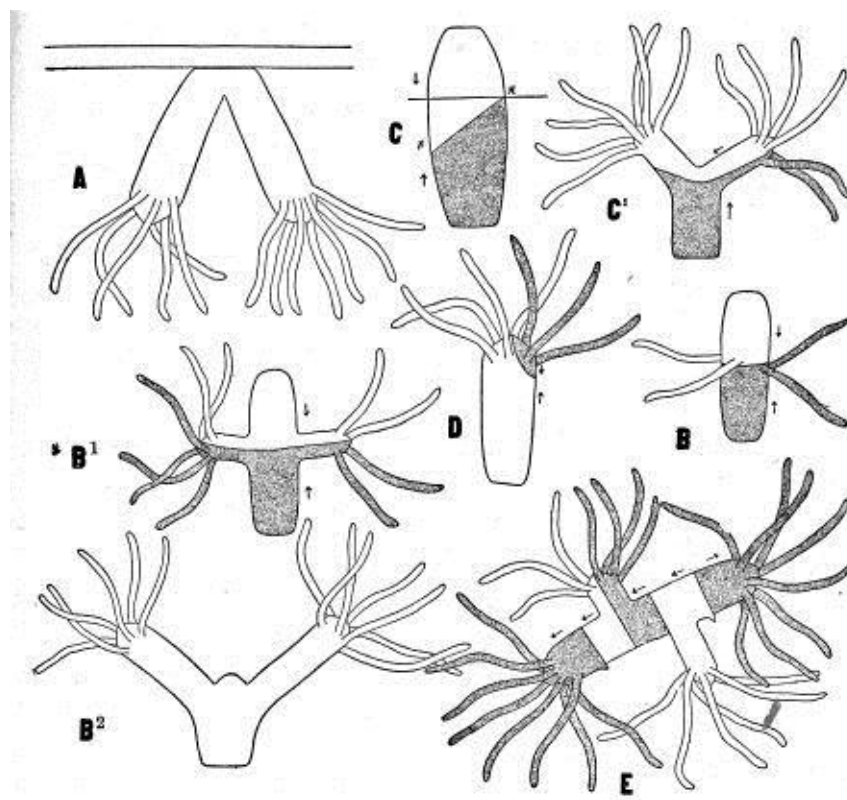


Рис. 47.— После короля. А. Гидра разделилась надвое, свисая вертикально вниз. Позже половинки полностью разделились. В. Два задних конца, соединенных ротовыми поверхностями. В1. То же самое; регенерировало две головки, каждая из которых состояла из частей обеих частей. В2. Поглощение одного куска приводит к более позднему разделению половинок. С. Два задних конца соединены наклонными поверхностями. Позже один кусочек частично отрезаем, как указано линией. С1. Еще позже развились две головки, одна при N, другая при M. D. Аналогичный эксперимент, в котором развилась только одна головка, при M. E. Пять частей, соединенных, как показано стрелками. Регенерированы четыре головы, одна из которых состоит из двух частей.

В одном эксперименте две задние части соединяли наклонными поверхностями, как показано на [рис. 47, С](#), и одну из двух впоследствии разрезали поперек, как указано поперечной линией. Последующая регенерация, которая имела место, показана на [рис. 47, С1](#). Головка, состоящая из частей обеих деталей, образовалась на поверхности разреза M, а другая - в области N на [рис. 47, С](#), состоящая из материала, состоящего из одного компонента. В другом случае, показанном на [рис. 47, D](#), головка образовалась только на режущей кромке, но она была составлена из материала обоих компонентов.

Была проведена серия экспериментов по прививке другого рода

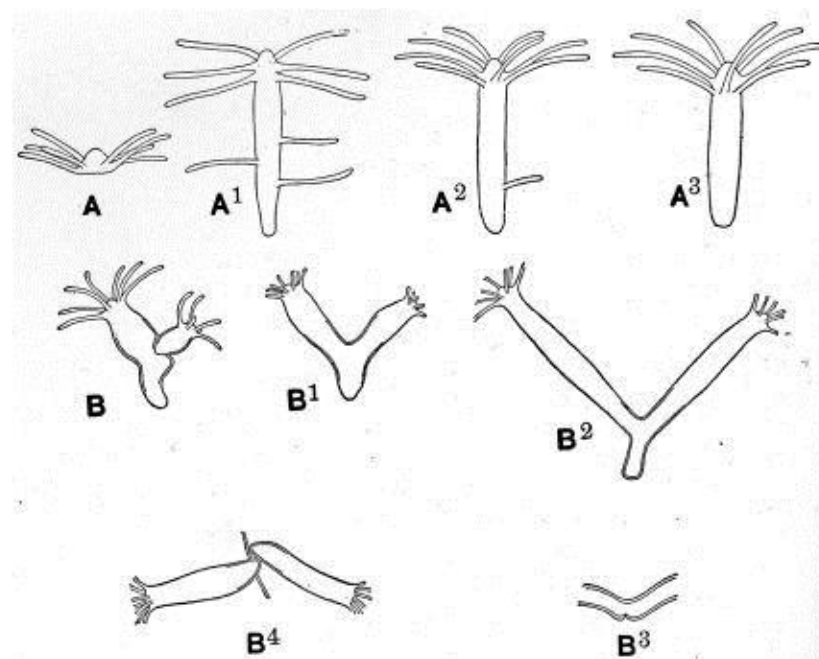


Рис. 48.— После Рэнд. А. Отрезанная голова Гидры. Через восемь дней. А1. То же самое через тринадцать дней. Три щупальца потерялись. А2. То же самое через восемнадцать дней. А3. То же самое через двадцать один день. Поглощенные неуместно расположенные щупальца. В. Передний конец *Hydra fusca*, пересаженный на боковую часть тела другой особи. Через полчаса после операции. В1. То же самое через четыре дня. В2. То же самое через тридцать восемь дней. В3. То же самое, область стопы через сорок девять дней. В⁴. То же самое после разделения. Пятьдесят второй день.

от Rand. Часть одной гидры прививается к другой следующим образом. В пленке из мягкого парафина, покрывающей дно посуды, наполненной водой, выцарапывается канавка. Другая канавка делается под прямым углом к первой и открывается в нее. Гидра (приклад) помещается в первую канавку, и в ее боку ножом делается рана. Другую гидру разрезают надвое, и одна часть (трансплантат) помещается в другую канавку, а ее поверхность среза приводится в соприкосновение с раной на боку первой особи. Если операция пройдет успешно, открытые поверхности двух гидр быстро соединятся, и комбинация может быть извлечена из паза. Если часть, привитая к подвою, включает примерно переднюю половину гидры, в результате получается двуглавое животное, как показано на [рис. 48, В](#). Хотя трансплантат был прикреплен к боковой части подвоя, вскоре он принимает явно конечное положение ([рис. 48, В1](#)). Это происходит из-за того, что трансплантат разделяет с передним концом подвоя общую базальную часть подвоя. Теперь начинается медленный процесс разделения двух передних концов, вызванный углублением угла между половинами ([рис. 48, В2](#)). В конечном итоге это приводит к полному разделению двух особей ([рис. 48, В3, В⁴](#)). Каждому может достаться часть исходной ножки, или на трансплантате может возникнуть новая ножка по мере приближения деления к основанию.

В других экспериментах у животного отрезали только небольшую часть конца стопы, которая служила трансплантатом. Длинная передняя часть была, как и раньше, привита сбоку от подвоя. После того, как они соединились, трансплантат разрезали надвое, оставив часть трансплантата прикрепленной к подвою. Часть регенерировала щупальца и в двух случаях впоследствии отделялась от подвоя, как в первом эксперименте. В третьем случае трансплантат был поглощен подвоем вплоть до круга новых щупалец, но его дальнейшая судьба не была определена. В четвертом случае трансплантат не регенерировал свои щупальца и был полностью поглощен стенкой подвоя. Чем меньше кусочек, привитый к подвою, тем больше вероятность того, что он впитается, и, кроме того, короткие широкие кольца с большей вероятностью впитаются, чем длинные трубчатые куски того же объема. [\[80\]](#)

Результаты Rand в целом показывают, что когда гидры прививаются друг к другу, они восстанавливают типичную форму одним из двух способов — либо путем разделения на две особи, либо путем поглощения меньшего компонента более крупным. В первом случае результат достигается тем же способом, что и при частичном разделении переднего конца надвое и последующем разделении половинок. Когда трансплантат рассасывается, неясно, исчезает ли рассасывающийся кусочек или, что не кажется невероятным, образует часть стенки подвоя.

Важно заметить разницу между боковыми почками и боковыми прививками. Почки отделяются в течение четырех-пяти дней путем сужения у основания, но этого никогда не происходит при боковых прививках. Рэнд также провела несколько экспериментов с почками. Он срезал наружный оральный конец бутона и привил его обратно к подвою на новом месте. Он не отделялся от подвоя, как это делает почка, но в результате медленного процесса деления освобождался таким же образом, как и боковые прививки. Проксимальный конец бутона, который остался прикрепленным, развил щупальца на своем свободном конце, сжался у основания и был отпущен. Разделение, однако, несколько затянулось.

В другом эксперименте бутон разрезали вдоль надвое, а разрез расширили так, чтобы тело родительского растения было разделено на две части. Двадцать четыре часа спустя было обнаружено, что каждая половинка бутона закрылась и стала намного крупнее, чем при первом срезании. Половинка бутона, которая была прикреплена к заднему концу передней части, сжималась у своего основания, а затем отделялась в месте прикрепления. Другая половина бутона, которая была оставлена прикрепленной к переднему концу задней части, развернулась так, что ее длинная ось соответствовала оси задней, родительской части. Сначала небольшое сужение указывало на линию соединения этих двух, но позже это исчезло, и в результате получилась единая гидра. Неизвестно, связано ли различие в судьбе двух половинок бутон с их разным полярным отношением к частям родительской почки или связано с каким-либо другим различием в поглощающей способности передней и задней частей.

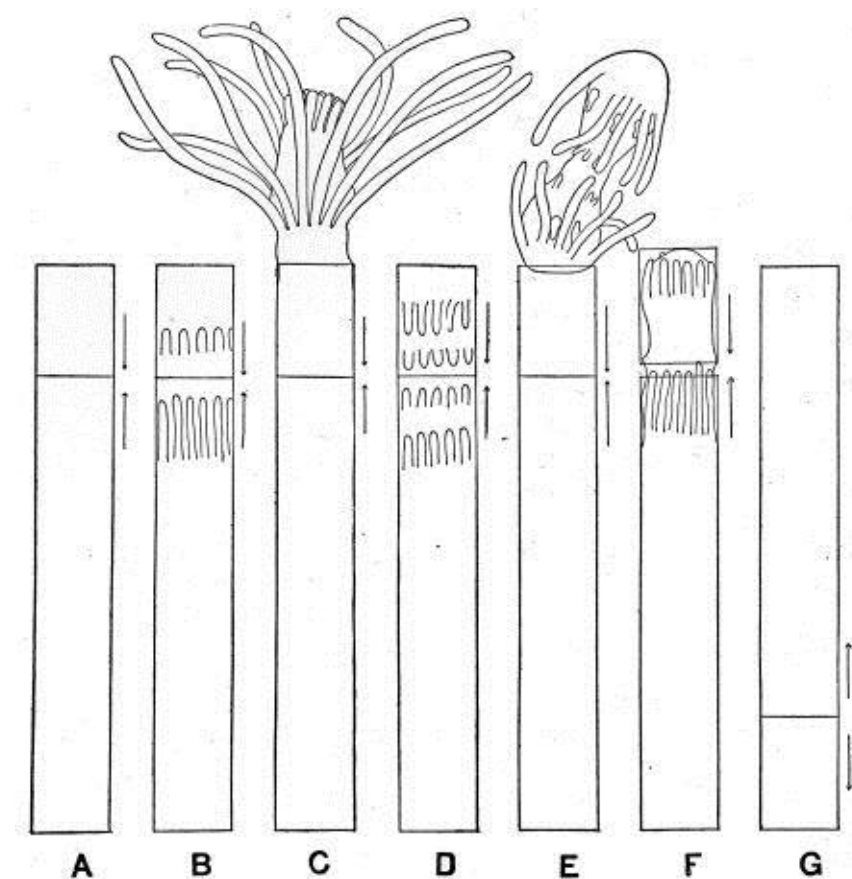


Рис. 49.—После Пиблза. А. Прививка у *Tubularia mesembryanthemum*. Небольшой кусочек подвоя, взятый из области у основания и привитый в обратном направлении к оральному концу длинного куска. В. То же самое с дистальными щупальцами в виде небольшого куска и проксимальными щупальцами в виде большого куска (модифицировано у Пиблза). С. То же самое. Образование гидранта (оригинальное). D. Как А. Обе части образуют гидранты. E. Выступ гидрантов последней. F. Кусочек орального конца отрезают, переворачивают и прививают к оральному концу длинной части. Образовался единственный гидрант. Дистальное щупальце из обоих компонентов. G. Отрезают короткий кусочек от дистального (орального) конца длинного кусочка и прививают его проксимальным концом к проксимальному концу того же длинного кусочка.

Tubularia не так хорошо подходит, как *hydra*, для демонстрации влияния прививки на соединенные части, поскольку кусочки *tubularia* образуют гидранты как на оральном, так и на аборальном концах, хотя развитие последних гидрантов занимает больше времени. Пиблз, тем не менее, показал, что прививка влияет на поведение кусочка. Чтобы показать, что на полярность маленького кусочка может влиять более крупный кусочек, был проведен следующий эксперимент. После срезания старого гидранта с конца стебля затем отрезали короткий кусочек от дистального конца того же стебля, развернули и привели его оральный конец в соприкосновение с оральным концом исходного куска, как показано на рис. 49, F. Две части, удерживаемые вместе в течение нескольких минут, слиплись и впоследствии идеально соединились. Из восьмидесяти восьми частей, соединенных таким образом, были получены следующие результаты. Тридцать шесть из них образовали единый гидрант на том конце, на котором была сделана прививка. Дистальный ряд щупалец появился в меньшем перевернутом компоненте, проксимальный ряд - в большем фрагменте (рис. 49, B). Новый гидрант позже вытеснился через перисарку меньшего куска (рис. 49, C). В этом эксперименте меньший компонент был короче средней длины гидрантообразующей области. В двух случаях, когда меньший компонент был больше, на этом фрагменте появились оба круга щупалец. В шести экспериментах кончики проксимальных щупалец росли из части стенки меньшего фрагмента, следовательно, эти щупальца имели двойное происхождение (рис. 49, F). В пяти соединениях меньший, а также больший компонент образовали гидрант; оба были склеены своими оральными концами (рис. 49, D, E). Остальные четыре соединения дали несколько иные результаты. В трех из них меньший кусок образовал только часть гидранта, которая осталась прилипшей к концу гидранта, образованного более крупным компонентом. В тридцати шести случаях, когда второстепенный компонент принимал участие в формировании отдельного гидранта, влияние более крупного компонента проявлялось не только в изменении полярности меньшего компонента, хотя это могло частично объясняться закрытием ротового конца меньшего куска, но также и во времени развития, поскольку гидрант появлялся раньше, чем аборальный гидрант, и в то же время, что и ротовой гидрант.

В другой серии экспериментов короткий кусочек отрезали от базального конца длинного куска (от трех до четырех сантиметров), переносили вперед и прививали в обратном положении к переднему концу того же длинного куска (рис. 49, A). Из пяти союзов такого рода одно привело к образованию гидранта в каждом компоненте, и ни одно из них не было обращено вспять. Из другого куска получился гидрант, частично состоящий из каждого компонента (и в то же время еще один на аборальном конце большого куска). Два других куска образовали единый гидрант, часть которого образовалась из второстепенного компонента и появилась перед аборальным гидрантом на аборальном конце большого куска. Этот последний результат показывает, что маленький кусочек с базального конца был затронут оральным концом таким образом, что он развивается быстрее, чем это было бы, если бы он оставался частью базального конца.

В третьей серии экспериментов короткий кусочек (около половины миллиметра) отрезали от переднего конца длинного куска (от одного и пяти десятых до двух сантиметров) и прививали в обратном положении к заднему концу того же длинного куска (рис. 49, G). В четырех случаях гидрант развился только на оральном конце длинного кусочка и ни на аборальном конце, ни на коротком кусочке не развился. Однако в результате восьми сращений в области трансплантата

образовался гидрант, частично состоящий из каждого компонента. Позже на оральном конце более крупного фрагмента развился еще один гидрант. Последние результаты неубедительны, но они могут показать, что маленький кусочек ускорил развитие гидранта на аборальном конце.

Пиблз также провел несколько экспериментов по прививке кусочков различных представителей колоний *hydractinia* и *podocoryne*. Колония первых состоит из трех различных видов особей: питательных, репродуктивных и защитных гидроидов. Серия предварительных экспериментов показала, что если этих особей разрезать на несколько частей, то каждая часть регенерирует особь того же типа, что и та, частью которой она была. Также было замечено, что если кусочкам питательных особей дать спокойно оставаться на дне блюда, они выпустят ветвистые столоны, которые прилипнут ко дну блюда, и из этих столонов позже вырастут питательные гидранты, расположенные под прямым углом к поверхности. Когда части особей одного и того же вида прививают вместе, результаты по существу те же, что и в случае с *tubularia*. Если объединить части индивидуумов разных видов, то появляется возможность проверить возможное влияние одного вида на другой. Пиблз соединил питательный и защитный полипы обрезанными аборальными концами (рис. 46, E), и после того, как они срослись, один из полипов был отрезан рядом с областью соединения, так что небольшой кусочек питательного полипа остался прикрепленным к защитному полипу. Когда часть питательного полипа регенерировала, из нее образовался новый питательный полип. Влияние защитного полипа не было очевидным. Если питательный и репродуктивный полипы соединены одинаковым образом, и последний разрезан надвое вблизи линии соединения, новый репродуктивный полип развивается из кусочка, оставшегося прикрепленным к питательному полипу. И снова не показано никакого влияния одного вида полипа на другой.

Харгитт также провел ряд экспериментов по прививке других гидроидов. Его наиболее интересными результатами являются те, в которых части двух медуз были соединены путем удержания их разрезанных поверхностей вместе с помощью щетинок, проходящих через особей. Харгитт также обнаруживает, что, хотя у некоторых гидроидов возможно вызвать объединение орального с оральным концом, или аборального с аборальным, или орального с аборальным концом у одного и того же вида,^[81] однако постоянного объединения между разными видами добиться невозможно. Эти результаты согласуются с результатами ряда авторов, которые отмечали трудность или невозможность объединения частей различных видов гидр. В нескольких случаях удавалось временно объединить кусочек коричневой гидры с кусочком зеленой, — что я также видел выполненным, — но впоследствии кусочки разделялись. Ветцелю удалось добиться лучших результатов с двумя видами бурых гидр, *Hydra fusca* и *Hydra grisea*. В одном эксперименте голова *Hydra grisea* была привита к телу (от которого была отрезана голова) *Hydra fusca*. Через пять часов осколки, казалось, соединились воедино. Позже в месте соединения появилось сужение, и головной фрагмент образовал ступню рядом с линией соединения, а задний фрагмент образовал круг из щупалец на своем переднем конце. Восемь дней спустя, когда животное убивали, оно распалось на две части. Было замечено, что в течение периода соединения раздражитель от одной части не переносился на другую. Результаты Ветцеля, по-видимому, показывают, что части этих двух видов гидр сначала соединяются, когда их соединяют вместе, так же идеально, как и части одного и того же вида, но соединение никогда не становится постоянным, позже на линии соединения появляется сужение, и части разделяются в этой области. Мне кажется, эти результаты указывают на то, что факторы, приводящие к первому соединению, отличаются от тех, которые делают привитые кусочки одним органическим целым. Другие результаты показывают, что соединение орального конца с оральным или аборального конца с аборальным концом, хотя поначалу такое же совершенное, как между непохожими поверхностями, тем не менее менее является менее постоянным, чем при соединении непохожих поверхностей; по крайней мере, последующая регенерация с большей вероятностью произойдет в первом случае, чем во втором, и после этого часто происходит разделение особей. Более того, представляется вполне вероятным, что более прочное объединение получается, когда

сходные регионы объединены непохожими поверхностями, чем когда объединение происходит на разных уровнях. Если, например, передняя половина одной гидры соединена с задней половиной другой особи, соединение обычно является постоянным; но если одна или обе части длиннее половины длины, так что получается "длинное животное", новые щупальца чаще образуются на ротовом конце одного компонента, и части впоследствии отделяются. Возможно, в настоящее время данных недостаточно для установления этого общего правила, и, без сомнения, необходимо принимать во внимание и другие модифицирующие факторы; но важно привлечь внимание к этой стороне вопроса.

Эксперименты по прививке планарий до сих пор проводились только в двух случаях, которые я описал. В одном из них были соединены передние концы двух коротких кусочков *Bipalium kewense* (рис. 50, A). Ни одно из произведений не произвело на свет руководителя в регионе объединения. Позже части были разделены косым разрезом, который проходил поперек линии соединения (рис. 50, C), так что каждая часть сохранила на своем самом переднем конце (с одной стороны) часть другой особи в перевернутом положении. На переднем (и боковом) конце каждого кусочка образовалась головка таким образом, что по крайней мере часть маленького перевернутого кусочка содержалась в новой головке (рис. 50, D). В другом случае два куса бипалиума были соединены своими задними поверхностями среза. На свободном конце каждого кусочка образовалась новая головка, и кусочки сильно удлинились, но остались слипшимися (рис. 51).

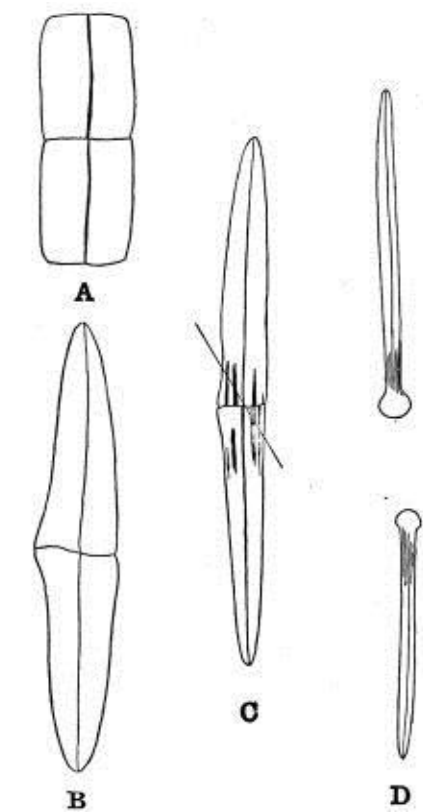


Рис. 50.—А. Две части *Bipalium kewense*, соединенные передними концами. В, С. Более поздние стадии того же самого. Линия в С указывает, как кусочки были разрезаны на части. D. Два червя, образовавшиеся из этих кусочков. Все нарисовано в масштабе.

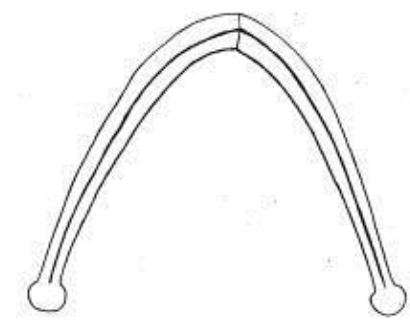


Рис. 51.— Две части *бипалиума кьюэнса*, соединенные задними концами. У каждого регенерирована головка на переднем конце.

Джост провел большое количество экспериментов по прививке кусочков дождевых червей. Поверхности среза удерживались в контакте с помощью двух или трех нитей, проходящих через стенку корпуса каждой детали и перевязанных поперек, так что детали были стянуты вместе и прочно удерживались в этом положении. Джост обнаружил, что части одного и того же или разных индивидуумов могут быть объединены различными способами, и этот союз станет постоянным. Если передний конец одного червя соединяется с задним концом того же самого или другого червя, то образуется совершенное соединение, и последующей регенерации не происходит (рис. 52, А). Длинных червей можно получить, соединив две части, каждая длиной более половины червя, или соединив три части, как показано на рис. 52, С. Коротких червей можно получить, отрезав от червя среднюю часть и соединив переднюю и заднюю части (рис. 53, D). Джост обнаружил, что когда таким образом получают короткого червя, так что отсутствует репродуктивная область, у нового червя не образуются новые репродуктивные органы. Вполне возможно, что новые репродуктивные органы могли образоваться либо в старых сегментах, либо в

результате образования новой репродуктивной области между двумя соединенными частями, но ни того, ни другого процесса не происходит. У длинных червей присутствуют два набора репродуктивных органов и т.д. Этот вид соединения, однако, менее постоянен, поскольку черви часто распадаются.

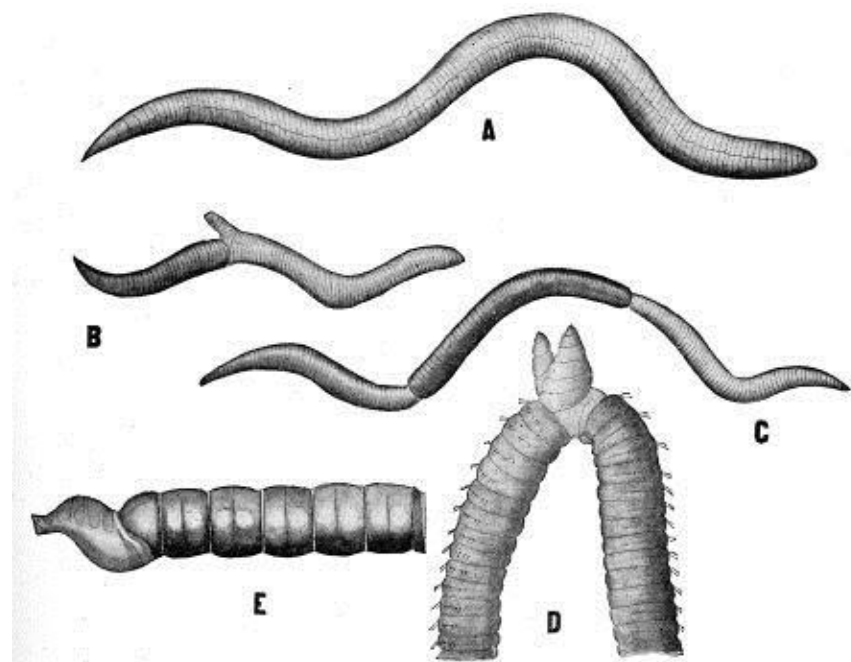


Рис. 52.—После соединения. А. Соединение двух частей *Allolobophora terrestris* в нормальном положении. Двадцать два месяца после операции. В. Сращение двух частей *поясничного бугра*. Кусочки повернуты на 180° друг относительно друга. С. Соединение трех кусочков *A. terrestris* для получения “длинного червя”. D. Соединение двух червей (за передние концы), у каждого из которых было удалено по восемь передних сегментов. Через три месяца. Регенерируют две новые головки. E. *Lumbricus rubellus* grafted upon *Allolobophora terrestris*,,. Первый регенерировал передний конец.

Джост также соединил два задних конца их передними поверхностями. Во многих случаях регенерации не происходило, и при отсутствии головы комбинация обречена на гибель, хотя может оставаться живой без пищи в течение нескольких месяцев. Когда два очень длинных куска соединяли передними концами — у каждого червя удаляли только восемь сегментов, — хотя сначала происходило совершенное сращивание, позже в области сращивания обычно развивалась одна или две новые головки (рис. 52, D). Когда развилась только одна головка, казалось, что она принадлежит не одному из компонентов, а другому, и возникла в новой ткани, которая появилась между двумя частями. Эти эксперименты, в которых соединяются передние поверхности двух частей тела, показывают также, что новая голова возникает между двумя частями тела чаще всего, если не исключительно, когда соединение происходит на передних концах червей. Это соответствует тому, что в настоящее время известно в отношении формирования новых головок отдельными кусочками, поскольку тенденция к образованию головки тем меньше, чем дальше кзади был сделан разрез. На более задних уровнях хвост, а не голова, часто регенерируется, как уже было указано, на передней поверхности разреза. Это образование гетероморфного хвоста, по-видимому, было подавлено в частях, объединенных в этом регионе, за исключением одного случая,^[82] в котором из отчета Джоста следует, что хвост, вероятно, регенерировал, хотя Джост говорит о нем как о голове.

Сложнее соединить два передних конца их задними режущими поверхностями не потому, что поверхности отказываются соединяться, а потому, что две части отползают друг от друга и разъезжаются. Однако в одном случае союз такого рода был заключен.

Во всех комбинациях, которые были до сих пор описаны, дорсальная и вентральная поверхности обоих компонентов были направлены в одном направлении, так что вентральный нервный канатик одного куска соприкасался и срастался с нервным канатиком другого куска. Иногда может случиться так, что компоненты находятся не совсем в одном и том же положении, и конец одного нервного канатика может не прилегать к другому. В таких случаях Джост считает, что регенерация более склонна происходить в области соединения, и он провел серию экспериментов, в которых части были намеренно соединены так, чтобы они не находились в соответствующих положениях. Обнаружено, что если один фрагмент повернуть так, чтобы нервная система располагалась на 90 или даже 180 градусов (рис. 52, Б) относительно другого фрагмента, соединение происходит точно так же, как при одинаковой ориентации фрагментов, за исключением того, что концы нервных волокон не соединяются. Последующая регенерация одного или обоих компонентов обычно происходит в области соединения.

Сложнее соединять кусочки разных видов червей, но Джост преуспел и в составлении комбинаций такого рода. Одно соединение между передним концом *Lumbricus rubellus* и задним концом *Allolobophora terrestris* было постоянным, и новый червь реагировал как отдельная особь и прожил восемь месяцев. Каждое произведение сохранило свои специфические черты и не вызывало никакого влияния другого компонента. С помощью аналогичного эксперимента у нас есть способ выяснить, может ли один компонент влиять на регенерацию, происходящую из другого куска. Хотя Джост сделал всего несколько наблюдений такого рода, результаты показывают, что такого влияния не проявляется.

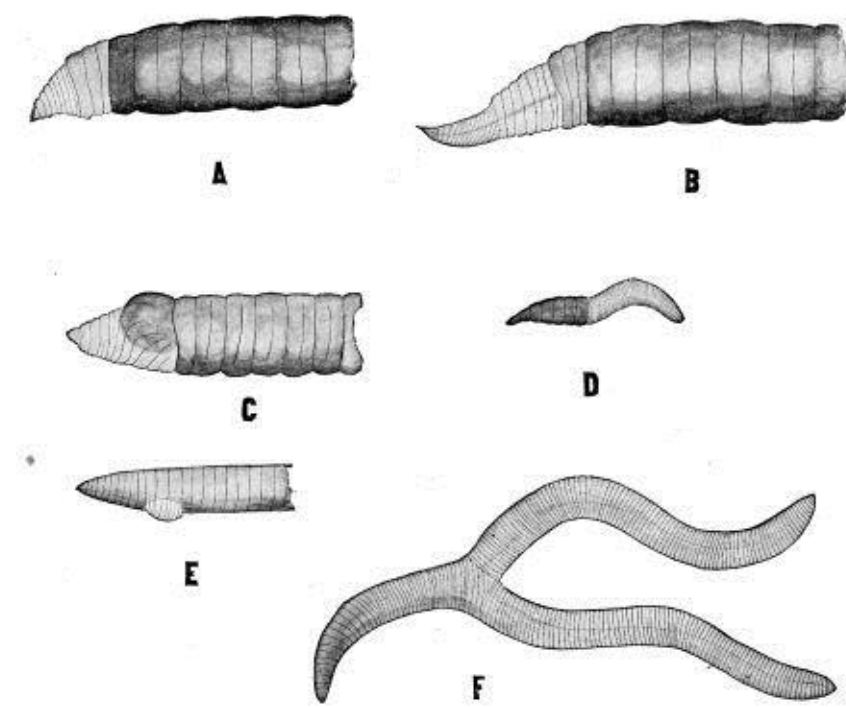


Рис. 53.—После пересадки. А. Небольшой кусочек *Allolobophora terrestris* с заднего конца пересажен на передний конец другой особи. Оральный конец свободен. Через четыре недели после пересадки сформировалось восемь новых сегментов. В. Те же четырнадцать дней спустя. На конце прежних восьми сегментов появилась новая часть из тридцати семи сегментов. С. Кусочек стенки тела *Allolobophora terrestris*, пересаженный на срезанный конец (передний) поясничного бугорка. Два месяца спустя, как показано на рисунке, на главном компоненте выросла голова. D. Передний и задний концы *A. terrestris* соединились, образовав “короткого червя”. E. Кусочек стенки тела *A. suaneae* привили сбоку от тела *Lumbricus rubellus*. F. Кусочек *L. rubellus* привили сбоку от тела другой особи, чтобы получить двуххвостого червя.

С помощью прививки можно сохранить живыми небольшие кусочки червя, которые в противном случае погибли бы. Например, куски червя, содержащие всего три сегмента, не

способны к самостоятельному существованию, за исключением короткого времени, и даже куски, состоящие из четырех-восьми сегментов, в большинстве случаев погибают. Невозможно соединить маленькие кусочки такого размера непосредственно с более крупными кусками, поскольку в результате операции они обычно отмирают, но более крупные куски можно соединить, а затем, после того как соединение произведено, один из них можно отрезать рядом с местом соединения. Тот же результат иногда достигается случайно, когда черви сами разрываются на части, оставляя небольшой кусочек одного компонента прикрепленным к другому. Джост обнаружил, что в нескольких случаях эти маленькие прикрепленные кусочки регенерировали. В одном случае после того, как два длинных куска отделились друг от друга, маленький кусочек, оставленный одним из двух, регенерировал один новый сегмент с отверстием на конце. В другом случае после того, как один из компонентов был отрезан, оставив прикрепленными два сегмента, регенерировалась новая часть из семи сегментов.^[83] Особенно интересен случай, когда две особи (*A. terrestris*) были объединены в длинного червя. Передний компонент простирался на расстояние двух сантиметров от заднего прохода; у заднего фрагмента были удалены первые четыре сегмента. Три дня спустя передний фрагмент был отрезан на три сегмента перед областью сращения. Примерно месяц спустя небольшая часть из восьми сегментов регенерировала с конца среза (рис. 53, А). Пятнадцать дней спустя в конце первой новой части образовалась еще одна новая часть из тридцати семи сегментов (рис. 53, В). Джост называет первые восемь сегментов головой, а второй - просто продуктом регенерации. Я думаю, не может быть никаких сомнений в том, что обе части представляют собой гетероморфный хвост. Регион, из которого происходила регенерация, делает такую интерпретацию весьма вероятной, и цифры Джоста также указывают на то, что структура представляет собой хвост. Результат очень интересен, если моя интерпретация верна, поскольку он показывает, что основной компонент не влиял на вид регенерации, хотя поверхность регенерации была отделена всего тремя хвостовыми сегментами от переднего конца основного компонента.

В другом эксперименте длинное животное было получено путем соединения *Lumbricus rubellus* (задняя треть которого была отрезана) и *Allolobophora terrestris* (у которого были отрезаны первые шесть сегментов). Четыре дня спустя два компонента разошлись, но небольшой кусочек переднего червя остался прикрепленным к переднему концу заднего компонента. Небольшой фрагмент состоял из дорсальной части из двух с половиной сегментов без какой-либо вентральной части, так что передний конец заднего компонента был частично обнажен. Маленький кусочек поясничного отдела был намного светлее по цвету, и это различие позволяло легко отличить их друг от друга. Менее чем за месяц маленький пересаженный фрагмент заменил свою отсутствующую вентральную часть, так что вся передняя поверхность более крупного компонента была покрыта. Маленький кусочек, помимо регенерации своей брюшной части, состоящей из четырех сегментов, также начал образовывать новые сегменты. Через полтора месяца появились шесть новых сегментов (рис. 52, Е) с устьем на переднем конце.^[84] Даже по прошествии десяти месяцев цвет маленького кусочка разительно отличался от цвета основного компонента. Новая голова имела типичный красно-коричневый цвет для *L. rubellus*, что составляет сильный контраст с серовато-голубым цветом *A. terrestris*.^[85] Результат показывает, что цвет регенерированной части не зависел от цвета заднего компонента, и это тем более интересно, как указывает Джост, потому что маленький кусочек, оставшийся после того, как черви разделились, был слишком мал, чтобы жить самостоятельно в течение какого-либо периода времени, и, должно быть, получал все свое питание из большего куска.

В других экспериментах кусочки одного вида срезали с боковой части тела и прививали к поверхности среза переднего конца (или в другом месте) другого вида. В одном из таких экспериментов кусочек бока *A. terrestris*, который простирался на пять или шесть сегментов, был пришит к передней поверхности разреза *L. rubellus* (с которого были удалены передние пять сегментов). Примерно через месяц на брюшной стороне между двумя кусочками появилась новая ткань, а чуть позже сформировалась полноценная головка, дорсальная сторона которой состояла

из небольшого кусочка ([рис. 53, C](#)). Привитый фрагмент был темным, а новая, регенерированная часть светлого цвета, непрерывная с коричневым цветом *L. rubellus*, из которого произошла новая часть. Важно отметить, что четыре сегмента трансплантата дополняются четырьмя сегментами новой детали. Через три месяца новая часть приобрела красно-коричневый цвет *L. rubellus*. Цвет привитого куска не изменился. В этом случае мы видим, что даже присутствие части другого червя в регенерирующей области не оказывает никакого влияния, по крайней мере, в том, что касается цвета, на новую часть, даже если ее сегменты дополняют некоторые сегменты новой части. Новая ткань, по-видимому, полностью изготовлена из основного компонента и сохранила цветовые характеристики старой детали.

Было показано, что когда две задние части соединяются своими передними концами, комбинация рано или поздно должна погибнуть, поскольку у нее нет способа добывать пищу. Возникает вопрос: что произойдет, если один из двух компонентов будет разрезан надвое недалеко от места соединения? Разовьется ли затем голова на открытой аборальной поверхности, *потому что* голова необходима для адаптации червя к окружающей среде, или, возможно, если это произошло, потому что основной компонент оказывает какое-то влияние на короткую прикрепленную часть, как это происходит у *hydra* и у *tubularia*? И Джост, и я провели эксперимент такого рода и обнаружили, что регенерируется хвост, а не голова, как показано на [рис. 16, F](#). Однако эксперимента недостаточно для ответа на вопрос, поскольку область, в которой был сделан второй разрез, является областью, из которой появляется только хвост (а не голова), даже когда обнажается оральный конец кусочка. Чтобы избежать этой трудности, я провел еще один эксперимент. У двух червей отрезали первые пять или шесть сегментов, а открытые передние концы червей соединили, как показано на [рис. 16, D](#). Затем отрезали один из компонентов, оставив три или четыре сегмента прикрепленными к переднему концу другого компонента. Хотя в одном случае началась регенерация, она не зашла достаточно далеко, чтобы показать, какого рода структура развилась, но Хейзену, который провел тот же эксперимент, удалось в одном случае получить определенный результат. На открытом аборальном конце маленького фрагмента образовалась голова, а не хвост ([рис. 16, E](#)). На первый взгляд может показаться, что результат показывает влияние основного компонента на маленький кусочек, в результате чего у него образуется головка, а не хвостик на его аборальном конце, но я думаю, что этот вывод был бы ошибочным, потому что представляется гораздо более вероятным, что мы имеем здесь случай гетероморфоза, подобного тому, что наблюдается у *Planaria lugubris*, и что результат полностью зависит от действия меньшего компонента. Вряд ли возможно продемонстрировать, что это правильная интерпретация, поскольку при выделении небольшого фрагмента такого размера он погибает до того, как восстановится. Однако параллельно с этим происходит регенерация хвоста на передней поверхности заднего фрагмента.

Процесс прививки растений уже давно практикуется, но эксперименты проводились скорее в практических целях, чем для изучения связанных с этим теоретических проблем. Однако компания Vöchting провела большое количество хорошо спланированных экспериментов. Он обнаружил, что стебель можно привить к корню, а корень - к стеблю, лист - к стеблю или к корню. Даже целое растение можно привить к другому. Однако результаты показывают, что в целом, каким бы ни было новое положение, привой сохраняет свои морфологические признаки — побег остается побегом, корень всегда остается корнем, а лист - листом. Вехтинг приходит к выводу, что в растении нет принципа или организации, которые обуславливали бы неизменное расположение основных органов. “Унаследованный порядок частей, приобретенный, очевидно, по физиологическим причинам, может быть изменен экспериментатором; он может изменять положение строительных блоков в широких пределах, не подвергая опасности жизнь целого”. “Однако для успеха эксперимента важно, чтобы пересаженные части или ткани сохраняли свою нормальную ориентацию. Если это условие не выполняется, может произойти, это правда, сращивание частей, но рано или поздно возникают нарушения”. Фехтинг пересаживал части в неправильных положениях, иногда меняя продольную ось привитого элемента, иногда радиальные

оси, а иногда и то и другое вместе. В некоторых случаях это приводило к образованию вздутий, которые мешали питанию, но не приводили к дальнейшим последствиям. В других случаях изменения заходили так далеко, что вмешивались в жизненные процессы. Иногда между частями тела происходило неполное соединение; в других случаях, даже при том, что первое соединение было совершенным, позже наступала смерть.

С другой стороны, когда аналогичные детали были привиты с их первоначальной ориентацией, произошло идеальное соединение, и деталь стала частью подвоя. Фехтинг утверждает, что результаты устанавливают, что каждая деталь и каждая часть детали имеет полярную ориентацию в одном направлении, и, более того, в теле, имеющем радиально симметричную форму, также существует радиальная поляризация; то есть внутренняя сторона каждой детали отличается от внешней стороны той же поверхности, хотя для нас такая разница не очевидна. Свойства тканевого комплекса зависят, в конечном счете, от свойств клеток; свойства целого представляют собой лишь совокупность свойств его элементов, так что мы можем сказать, что каждая живая клетка корня поляризована не только в продольном, но и в радиальном направлении; у каждой есть свой апикальный и корневой полюс, свой передний и задний полюс, а также правая и левая полярные соотношения. Эти результаты, полученные в результате экспериментов по прививке, привели к тому, что Фехтинг сформулировал следующее правило: “Подобные полюса отталкиваются, непохожие полюса притягиваются”. Это правило совпадает с законом магнита. Фактически, Вехтинг утверждает, что отношения корня и стебля демонстрируют замечательное сходство, несмотря на многие различия, с магнитом. Если магнит разбит на части, его можно воссоединить, сведя непохожие полюса вместе, но не объединив сходные полюса; то же самое утверждение справедливо для корня и стержня.

Я полагаю, можно сделать исключение из некоторых выводов Вехтинга, особенно в свете недавних экспериментов по прививке у животных. Это ни в коем случае нельзя признать без дальнейшей демонстрации того, что свойства всего организма являются лишь совокупностью действий отдельных клеток. Если, как представляется, клетки органически объединены в единое целое, свойства этого целого могут сильно отличаться от суммы свойств отдельных клеток, точно так же, как свойства сахара полностью отличаются от суммы свойств углерода, водорода и кислорода.

Утверждение о том, что сходные полюса отталкиваются, а непохожие притягиваются, я полагаю, является выводом, выходящим за рамки доказательств. Эксперименты показывают, что подобные полюса действительно часто соединяются у растений, и это было убедительно доказано у низших животных и даже у таких высоких форм, как дождевой червь и головастик. Даже если при соединении подобных полюсов происходят последующие изменения, которые в некоторых случаях, хотя, по-видимому, не у животных, приводят к гибели прививки, из этого ни в коем случае не следует, что это имеет какое-либо отношение к притяжению или отталкиванию частей, а скорее к некоторым трудностям в получении пищи или с транспортировкой веществ по растению. У низших животных мы видели, что при соединении сходных полюсов иногда наблюдается более сильная тенденция к образованию новых органов в месте соединения или вблизи него, чем при соединении непохожих полюсов, но, я думаю, было бы слишком далеко заходить утверждать, что это происходит из-за отталкивания частей, особенно в том смысле, в каком сходные полюса магнита отталкиваются друг от друга. По-видимому, это скорее связано с тем, что двум частям не удастся объединиться в целостную организацию, каждая из которых сохраняет ту же структурную основу, которая была у нее до прививки, но это принцип, сильно отличающийся от принципа притяжения и отталкивания частей, и вопрос объединения частей, по-видимому, также отличается от вопроса организации самих частей.

У млекопитающих и вообще у всех форм, у которых наблюдается зависимость частей друг от друга, невозможно проводить эксперименты по прививке в том же масштабе, что и описанные на предыдущих страницах. Основные трудности заключаются в том, чтобы соединить части и

обеспечить трансплантат питанием и кислородом. Из-за зависимости частей тела друг от друга в плане постоянного снабжения кислородом и пищей, получаемой из крови, а также удаления продуктов жизнедеятельности, части не могут оставаться живыми или даже в хорошем состоянии, пока устанавливаются новые связи. По этой причине, как и по другим, было бы невозможно, например, пересадить руку человека другому человеку. Ткань может обладать способностью к соединению даже в этом случае, как это видно, когда кость сломана и впоследствии срастается, но трудность будет заключаться в обеспечении пересаженной руки питанием и т.д. В течение длительного времени, необходимого для того, чтобы произошло сращивание. Более мелкие части тела могут быть успешно пересажены, и есть несколько зарегистрированных случаев, когда части пальца или носа, как говорят, были отрезаны и воссоединились после того, как их быстро вернули на место. Кусочки человеческой кожи можно без особых трудностей пересадить на открытую поверхность, и было сказано, что маленькие кусочки получают лучше, чем более крупные, скорее всего, благодаря их способности поглощать достаточное количество кислорода и т.д. И сохранять жизнеспособность до тех пор, пока в пересаженном кусочке не прорастут новые кровеносные сосуды.

Существует ряд старых и любопытных наблюдений, касающихся случаев прививки у высших животных. Хантер и Дюамель обнаружили, что шпору молодого петуха можно привить к гребню, когда он продолжает расти до своего нормального размера. Гребень, обильно снабженный кровью, обеспечивал питание для роста шпоры. Фишер пересадил ножку эмбриона птицы на гребень петуха или курицы, где она сначала росла, но через несколько месяцев дегенерировала. Зан пересадил нижнюю часть бедренной кости в почку, где она некоторое время росла, но позже дегенерировала. Берт пересадил хвост белой крысы в тело *Mus decumanus*, где он продолжал жить; но он обнаружил, что хвост полевой мыши, *Mus sylvaticus*, не так хорошо прирастал к крысе, а хвост крысы вообще не соединялся с телом собаки или кошки. Берт склонился над кончиком хвоста крысы и привил дистальный конец к коже спины того же животного. После того, как кончик сросся с окружающими тканями, хвост обрезали у его основания. Пересаженный хвост остался живым, но не регенерировал на своем свободном конце.

Патологоанатомами описано несколько случаев, когда кожа одного млекопитающего была пересажена другому. Была произведена пересадка кожи негра белому человеку, но свидетельства о том, что произошло впоследствии, противоречивы. Похоже, что, хотя во многих случаях пересаженная кожа какое-то время оставалась живой, все же позже она была сброшена новой кожей, выросшей под ней и заменившей ее.

Лео Леб описал любопытный случай пересадки кусочков кожи разного цвета морской свинке. Если кусочек черной кожи из уха морской свинки прививают к белому уху другого животного, он соединяется и продолжает жить, но если кусочек белой кожи прививают к черному уху, он медленно сбрасывается и заменяется новой черной кожей, которая регенерировала по краю трансплантата из ткани черного уха.

В патологоанатомической литературе описано много случаев, когда части тела млекопитающих, особенно внутренние органы, были пересажены в необычные области. Результаты не всегда были одинаковыми, поскольку, хотя в некоторых случаях кажется, что операция прошла успешно, в других пересаженная часть впоследствии рассасывается, а в третьих случаях трансплантат может сначала частично рассосаться, а позже снова начать расти. По-видимому, установление адекватного кровоснабжения является наиболее важным элементом успеха. Рибберт, который провел обширную и успешную серию экспериментов, заявил, что пересадка происходит лучше, когда используются маленькие кусочки органа, поскольку они могут немедленно получать кислород из окружающих областей и т.д., В то время как более крупные кусочки разрушаются внутри из-за того, что эта часть слишком удалена от источника кислорода, пищи и т.д. После того, как привитый фрагмент наладит собственное кровоснабжение, он может продолжить рост. Рибберт пересадил небольшие кусочки различных тканей кролика и морской

свинки в лимфатические железы того же или другого индивидуума и на их поверхность. Лимфатическая железа была выбрана потому, что впоследствии можно легко обнаружить небольшие кусочки ткани. Небольшой кусочек ткани размером примерно с булавочную головку отрезается от ткани, подлежащей пересадке, и как можно быстрее помещается в небольшую щель, образованную в лимфатической железе. Через несколько дней, недель или месяцев железу удаляют и исследуют трансплантат с помощью серийных срезов.

Большинство экспериментов проводилось с “эпителиальными органами”, и, согласно Рибберту, если фрагменты таких органов состоят только из эпителия, они не могут быть успешно пересажены. Например, клетки роговицы могут быть легко отделены от лежащей под ними соединительной ткани и могут сохраняться живыми в лимфатических узлах, но количество клеток уменьшается, они демонстрируют регрессивные метаморфозы в направлении атрофии и, в конце концов, абсорбируются. Кажется, что эпителий сам по себе не может извлекать питание из окружающей среды. Однако нет ничего проще, чем пересадить эпителий, если его соединительная ткань присутствует. Соединительная ткань обеспечивает настолько хорошую основу для питания, что эпителий не только живет, но и может продолжать размножаться. Рибберт обнаружил, что кусочки кожи сворачиваются после их удаления. Затем происходит процесс роста, соответствующий тому, который следует за раной на коже. Поверхность закрывается, и образуется небольшая киста с центральной полостью. Эпителий не претерпевает изменений в течение первых дней или недель. Он остается многослойным и демонстрирует активный процесс ороговения и шелушения. Аналогичные результаты были получены при трансплантации кусочков конъюнктивы либо под кожу в передней камере глаза, либо в лимфатическую железу.

Небольшой кусочек выстилающего эпителия трахеи с подлежащим хрящом также был помещен в лимфатическую железу. Эпителий разрастался и покрывал поврежденную поверхность, образуя на ней только один слой клеток. Старый многослойный эпителий также стал располагаться в один слой.

Восковые железы, обнаруженные в паховых складках кролика, также были пересажены. Железа состоит из закрытых, сжатых альвеол, окруженных крупными, многоугольными, прозрачными клетками. Небольшие кусочки железы, пересаженные в лимфатическую железу, претерпели характерные изменения. Клетки альвеол превратились в многослойный эпителий; а внутри альвеол были обнаружены разрушенные клетки и воск. Наибольшим изменениям подверглись центральные альвеолы, в то время как некоторые периферические альвеолы, которые контактировали с лимфатической железой, остались неизменными. По-видимому, разница обусловлена лучшим питанием наружных альвеол. Через несколько месяцев альвеолы набухают и дегенерируют. Пересаженные кусочки слюнных желез также изменяются, альвеолы образуют выстилающий эпителий, подобный эпителию пересаженной восковой железы. Такое же изменение наблюдалось и в кусочке слюнной железы, пересаженном в полость тела.

Небольшие кусочки печени отрезали и помещали в лимфатическую железу. Они не всегда росли так же хорошо, как предыдущие ткани, но часто распадались на куски. Если они заживали, ткань печени часто оставалась неизменной в течение нескольких недель. Через две-три недели между периферическими клетками печени появлялась соединительная ткань, отделяющая клетки друг от друга. Клетки уменьшались в размерах, их протоплазма исчезла, и они, наконец, распались. Фрагменты желчного протока вели себя по-другому. Иногда они демонстрировали активный рост, приводящий к развитию многочисленных разветвленных каналов.^[86]

Кусочки почки при трансплантации претерпели значительные изменения и впоследствии были рассосаны. Пересаженные кусочки яичка также изменились. Через шесть дней клетки Сертоли и сперматозоиды исчезли. Осталась разновидность индифферентной клетки, характеризующаяся прозрачной протоплазмой и большим ядром. Через семнадцать дней наблюдались дальнейшие изменения, и позже кусочки полностью рассасывались. Кусочки яичника быстро исчезли, оставив только массу интерстициальной соединительной ткани.

Соединительная ткань претерпела во всех трансплантированных кусочках характерные изменения. Ткань стала менее плотной, протоплазма и ядро каждой клетки увеличились. Клетки размножались, но очень медленно. Эти изменения происходили через один или два дня. Через месяц или два клетки стали более компактными, их отростки - более многочисленными, а ядро - маленьким и длинным. Позже наступила дегенерация.

Также были пересажены небольшие кусочки кости из хвостовых позвонков, при этом следили за тем, чтобы каждый кусочек содержал часть надкостницы и костного мозга. Костная ткань распадается на части, но надкостница и костный мозг развиваются дальше. Новая кость формируется как из клеток костного мозга, так и из клеток надкостницы. Наконец, поглощается весь кусок, как его старая, так и новая части. Также были поглощены кусочки мышц.

Эти эксперименты Рибберта показывают, что пересаженные кусочки ткани не увеличиваются в размерах за счет роста, а претерпевают изменения, которые он описывает как возврат к более раннему состоянию развития. Ненормальные условия их существования, по-видимому, являются причиной этого изменения. Трансформация может быть вызвана изменением питания, или потерей нервного воздействия, или снижением функциональной активности.

Эти результаты имеют прямое отношение к проблеме регенерации. Они показывают, что все виды тканей могут продолжать жить, и клетки размножаются в разных частях тела, но, по-видимому, в этих случаях нет ничего сравнимого с регенерацией всего органа. В новой ситуации клетки часто принимают совершенно новое устройство. После периода активности начинается процесс дегенерации, и фрагмент атрофируется. Рибберт считает, что атрофия вызвана недостатком питания, однако неясно, как это могло быть, поскольку в течение первых нескольких недель после трансплантации происходит активный рост, а в некоторых случаях, как в случае с костью, происходит формирование новой, характерной ткани. Может случиться так, что транспересаженные ткани больше не могут производить вещества, необходимые для их специфического роста, и после того, как материалы, которые были привезены вместе с ними, израсходованы, рост куска прекращается и начинается его последующее вырождение. Было бы интересно посмотреть, будут ли части, пересаженные в орган того же типа, что и тот, к которому они принадлежат, навсегда закреплены на своем новом месте.

Эксперименты по прививке, описанные на предыдущих страницах, проводились с кусочками взрослых организмов. При соединении частей развивающейся яйцеклетки или эмбриона возникают несколько иные условия, поскольку в них начался процесс, который может протекать в определенной степени независимо от объединения частей. Борн провел большое количество экспериментов по прививке частей головастиков одного и того же вида, а также разных видов. Объединение происходит в тот момент, когда головастики вот-вот покинут желеобразные оболочки. Поверхности разреза соприкасаются, детали прижимаются друг к другу и удерживаются на месте в течение часа или двух с помощью маленьких серебряных кубиков или кусочков проволоки. Детали легко склеиваются, и соединение получается прочным. Прежде чем описывать результаты Борна, возможно, было бы неплохо рассмотреть способность к регенерации молодых головастиков. Если хвост отрезан, головастик регенерирует новый, но не все части тела обладают такой же способностью. Шапер обнаружил, что если удалить часть мозга или даже весь мозг целиком, регенерации не происходит. Я обнаружил, что если вырезать у молодого эмбриона область, в которой вот-вот разовьется сердце, новое сердце не образуется.^[87] Если головастика разрезать пополам поперек середины тела, ни один из кусочков не восстановит недостающую половину. Бирнс, однако, обнаружил, что если вырезать область, из которой развивается задняя конечность, регенерируется новая конечность. У более старых головастиков Спалланцани обнаружил, что если отрезать заднюю конечность, она регенерируется, и Барфурт совсем недавно подтвердил этот результат. Конец хвоста, который был отрезан у молодого головастика до того, как хвост начал дифференцироваться, может оставаться живым в течение нескольких дней. Он становится больше и шире, и образуются V-образные мезобластные сомиты. Небольшая

регенерация даже начинается на его переднем конце, как впервые заметил Вулпиан, а позже Борн. Хорда и нервный канатик могут посылать новую ткань в новую часть, и даже некоторые мышечные клетки могут распространяться в эту часть, но часть отмирает до того, как регенерация пойдет дальше. Однако, если хвост привить в обратном направлении к телу другого головастика, регенерация может пойти дальше и привести к появлению *хвостоподобной* структуры, как обнаружил Харрисон и как я также видел.

Борн обнаружил, что если соединить переднюю половину одного головастика с задней половиной того же или другого головастика, то образуется единая особь, которую он в нескольких случаях поддерживал живой до момента метаморфозы. Если голову головастика отрезать и привить к боковой части тела другого головастика, голова останется живой и продолжит развиваться в своем новом положении, и, при хорошем питании с помощью развивающихся соединительных кровеносных сосудов, она может вырасти до размеров головы головастика, к которому она прикреплена. Аналогично, если хвост одного головастика привит к боковой части тела другого головастика, он также продолжает развиваться, и во время метаморфозы, когда нормальный хвост поглощается, дополнительный или неуместно расположенный хвост также проявляет признаки разрушения. Даже задняя половина одного головастика, если ее пересадить на брюшную сторону другого, может продолжать развиваться, образуя ножки и т.д.

Борну удалось объединить головастика разных видов несколькими различными способами. Их объединяли головы или брюшные поверхности, или более длинные и укороченные головастики, сделанные из кусочков длиной или короче половины. Во всех этих случаях в месте соединения не происходит регенерации, и внутренний орган, пищеварительный тракт, нервная система и кровеносные сосуды соединяются при соприкосновении. Когда части соединяются конец к концу, подобные органы соединяются с подобными, нервный канатик с нервным канатиком, пищеварительный тракт с пищеварительным трактом, сегментарный проток с сегментарным протоком, хрящ с хрящем, и хотя реже, хорды иногда соединяются вместе. Отсутствие соединения концов хорды объясняется ее частым частичным смещением в месте разреза, поскольку при выполнении разреза хорду, которая является более прочной, чем другие конструкции, часто сдвигают с места в одной или обеих частях, так что концы не сходятся при соединении частей. Когда сходные органы соединяются, вещество одного непосредственно соединяется с веществом другого, и если орган полый, как пищеварительный тракт или нервный канатик, их полости также становятся непрерывными. Существуют также, по словам Борна, некоторые свидетельства того, что, если сходные органы не приведены в точный контакт, их концы находят друг друга и соединяются, и если они сначала не соприкасаются прямо, они могут сделать это позже. Когда концы непохожих органов соприкасаются, как, например, нервный канатик и хордочка, они не соединяются, но между ними развивается соединительная ткань. Объединение сходных частей, предполагает Борн, может быть вызвано каким-то цитотропизмом, результатом взаимного притяжения между сходными клетками, подобного тому, которое Ру наблюдал между изолированными клетками сегментированной яйцеклетки лягушки. Борн считает, что первое быстрое соединение частей происходит из-за притяжения эктодермы одного компонента к эктодерме другого.

Борну также удалось объединить кусочки головастика разных видов

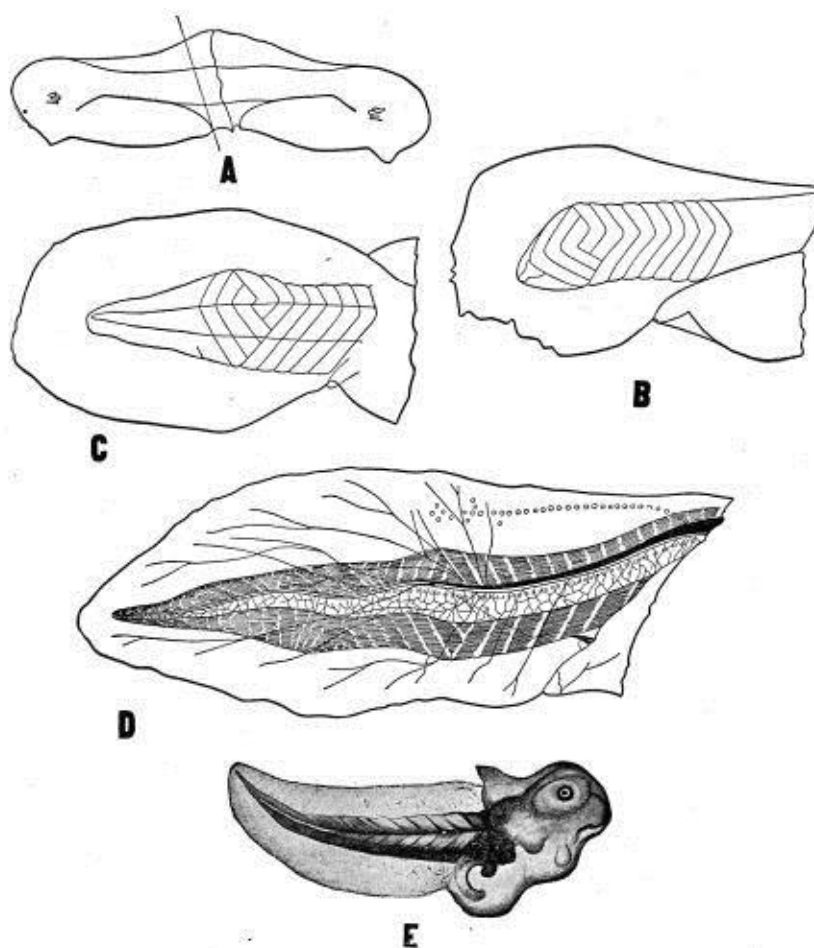


Рис. 54.—А. В честь Харрисона. Соединение двух головастика задними концами. Через два дня после операции. Линия слева от плоскости соединения указывает, где они были разделены. В. Хвост правостороннего головастика в А. Через пять дней после разделки. С. То же самое. Через девять дней после разрезания на части. D. То же самое. Девяносто пять дней после разрезания на части. E. После Рождения. Сочетание *Rana esculenta* (передней) и *Rana arvalis* (задней). Через тринадцать дней после операции.

виды, даже если они принадлежали к разным родам. Обнаружено, однако, что некоторые из этих комбинаций могут быть изготовлены легче, чем другие, но неясно, зависит ли разница от различий в размерах кусочков, или от скорости роста эктодермы на поверхностях среза, или от более глубокого отсутствия сродства между тканями. Была получена комбинация *Rana esculenta* (передняя) с *Bombinator igneus* (задняя). Комбинация прожила десять дней, а затем, проявив патологические изменения, была убита. Другая комбинация показана на [рис. 54, E](#), в которой передняя часть *Rana esculenta* была соединена с задней частью *Rana arvalis*.^[88] Кровь заднего компонента прогонялась по сосудам под действием сердца переднего компонента. Животное прожило семнадцать дней.

Во всех этих сочетаниях между различными видами каждая развивающаяся часть сохраняет свои специфические признаки, и, хотя в нескольких случаях одна часть получала питание от другой посредством общего кровообращения, все же никакого влияния одного компонента на другой не наблюдалось.

Харрисону удалось сохранить особь, состоящую из двух видов, *Rana virescens* и *Rana palustris*, на гораздо более длительный срок — до тех пор, пока, по сути, не произошло превращение головастика в лягушку. Каждая половинка сохранила характерные черты вида, к которому она принадлежит.

Отсутствие регенерации после соединения частей в нескольких случаях можно объяснить отсутствием этой силы в области, через которую был произведен разрез; но в других экспериментах это не может быть объяснением, поскольку можно показать, что способность к

регенерации существует в детали. Так обстоит дело в эксперименте, проведенном Харрисоном и повторенном позже мной. Если отрезать кончики хвостов у двух головастика и поменять их местами (рис. 55, А, В), то между двумя частями происходит идеальное слияние и развивается единый хвост. Каждая из поверхностей разреза обладает способностью к регенерации, но соединение деталей подавило регенерацию. Однако, если подобные детали не соприкасаются, регенерация может происходить в области соединения (рис. 55, D).

Мы с Харрисоном провели ряд экспериментов, в ходе которых конец хвоста головастика одного вида был заменен аналогичной частью другого вида. Обнаружено, что по мере роста нового хвоста эктодерма привитого фрагмента распространяется до кончика нового хвоста, как показано на рис. 55, С, и не покрывает все внутренние ткани, принадлежащие одному и тому же фрагменту, остальная часть хвоста покрыта эктодермой основного компонента. Если теперь отрезать кончик хвоста, как показано линией *b-b* на рис. 55, С, на обнаженном краю остаются два вида эктодермы, а из края среза регенерирует новый хвост, частично покрытый каждым из двух видов эктодермы. Я провел этот эксперимент, чтобы посмотреть, проявит ли новая эктодерма какое-либо влияние своего двойного происхождения, особенно вдоль линии, где соприкасаются два вида, но никакого влияния обнаружить не удалось. В другой серии экспериментов привитый хвост обрезали, как показано на рис. 55, А, или на рис. 55, В, или на рис. 55, С, *a-a*. В этих случаях на краю разреза остаются открытыми внутренние ткани обоих видов. Регенерирующий новый хвост частично состоит из материала, полученного от одного вида, частично - от другого, но каждая ткань остается верной своему виду, и не обнаружено никаких доказательств влияния одной на другую (рис. 55, E). Эти эксперименты показывают, что даже когда два вида ткани регенерируют бок о бок и объединяются, образуя единый морфологический орган, никакого влияния определенного вида одной ткани на другую не наблюдается.

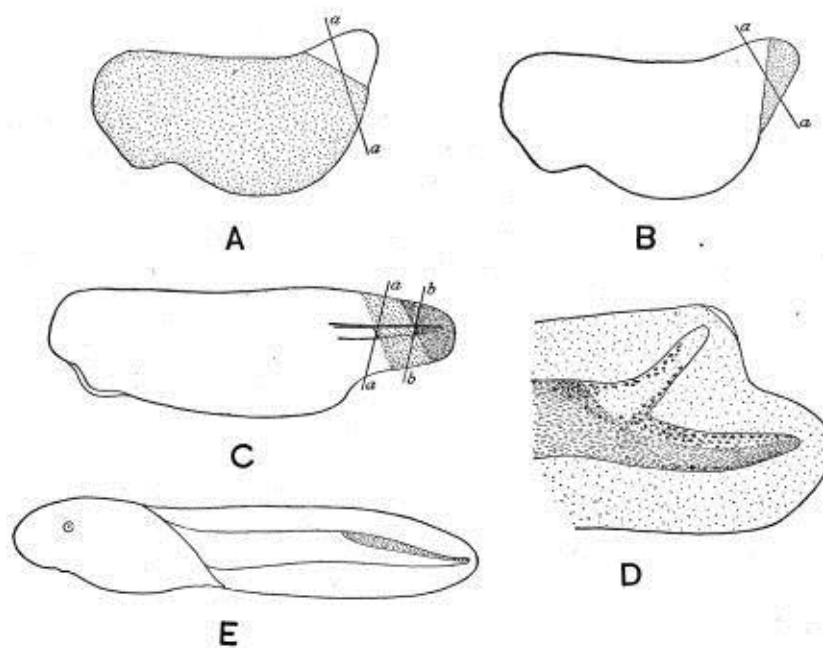


Рис. 55.—А. *Rana sylvatica* с привитым хвостом от *Rana palustris*. Линия *a-a* указывает, где был отрезан хвост. В. *Rana palustris* с привитым хвостом от *Rana sylvatica*. Линия *a-a* указывает, где был отрезан хвост. С. Более старая стадия трансплантата, такого как В. Линии, обозначающие две возможные операции. D. Еще одна особь с двумя хвостами, один из которых состоит из обоих компонентов. E. Более поздняя стадия last, когда хвост был отрезан на уровне *a-a*.

Другая серия экспериментов по прививке, аналогичная тем, которые мы с Джостом проводили на дождевом черве, была проведена Харрисоном на головастике. Позже я также проводил подобные эксперименты. Двух головастика соединяют задними концами, как показано на рис. 54, А, и через день или два после соединения один из хвостов обрезают вблизи линии соединения.

Таким образом, к концу хвоста одного головастика остается прикрепленной часть хвоста другого, соединенная в обратном направлении, так что открытый отрезанный конец является передним концом маленького кусочка. Из этого среза вырастает структура, напоминающая хвост (рис. 54, В, С, D). Она содержит продолжение хорды и нервного канатика, которые характерным образом сужаются к концу новой структуры. Хвост плоский, с центральной полосой мышечной ткани, а также спинным и брюшным плавниками. Мышцы нормального хвоста имеют характерное V-образное расположение с вершиной, обращенной вперед, но, к сожалению, в новом хвосте мышцы настолько неправильной формы, что невозможно разобрать их расположение (рис. 54, D). Если новая деталь на самом деле является хвостом, буквы V должны располагаться так же, как и буквы в основном компоненте, и противоположно буквам V на детали, из которой получается новый материал. Если новая структура представляет собой вовсе не хвост, а новую поросль или даже подавленный ствол, то буквы V должны стоять так же, как и в самой маленькой части. Пока не удалось добиться вынесения решающего приговора. Харрисон получил один случай, в котором расположение мышц в новой части, казалось, было более таким, каким оно должно было казаться, если новая часть представляет собой гетероморфный хвост (рис. 54, D). Даже если бы это можно было доказать, возможно, что в условиях эксперимента расположение мышц определяется использованием хвоста, хотя это не кажется очень вероятным. Харрисон, после тщательного анализа вопроса, оставил его нерешенным, но, казалось, был более склонен к мнению, что результат обусловлен развитием чего-то нового, а не гетероморфным ростом. Напротив, я сильно склонен полагать, что последнее является истинным объяснением. Другим способом я смог добиться развития той же структуры. От верхней части хвоста отрезается небольшой треугольный кусочек, как показано на рис. 56, А, причем одна точка треугольника проходит через хорду или даже через аорту. Если поверхности среза держать раздельно в течение нескольких часов, пока открытый конец не покроется эктодермой, впоследствии они могут не соединиться, и останутся две открытые поверхности — одна на дистальном конце основания хвоста, а другая на проксимальном конце внешней части хвоста. Последняя поверхность соответствует поверхности в эксперименте по прививке. Регенерация может происходить с двух поверхностей; обе новые части кажутся совершенно одинаковыми, и обе напоминают регенерированный хвост. Тот, что находится на проксимальной поверхности внешней части хвоста, содержит хорду, нервный канатик, соединительную ткань, пигментные клетки и мышечную ткань (рис. 56, Б). Расположение мышечных волокон, как правило, очень неправильное, и характерное V-образное расположение не может быть обнаружено.

Лишь в нескольких случаях предпринимались попытки объединить две яйцеклетки или два очень ранних эмбриона, хотя есть несколько случайных наблюдений^[89], в которых наблюдалось такое слияние. Проблемы, возникающие в связи с соединением двух яйцеклеток, полны интереса. Каждая яйцеклетка способна произвести эмбрион нормального размера. Если две яйцеклетки объединить в одну, получится ли в результате единый гигантский организм или два организма? Если первое, мы должны предположить, что образуется новая организация двойного размера. Существует ли верхний предел организации, можно определить только с помощью такого эксперимента. Если два слившихся организма образуются в результате слияния двух яйцеклеток, это показало бы, что структура яйцеклетки такова, что две организации не могут перестроиться в единую организацию двойного размера. Более того, важно выяснить, существует ли какая-либо разница в отношении стадии развития, на которой происходит объединение, поскольку вполне возможно, что, хотя перегруппировка возможна на одном этапе, на другом она может быть невозможна.

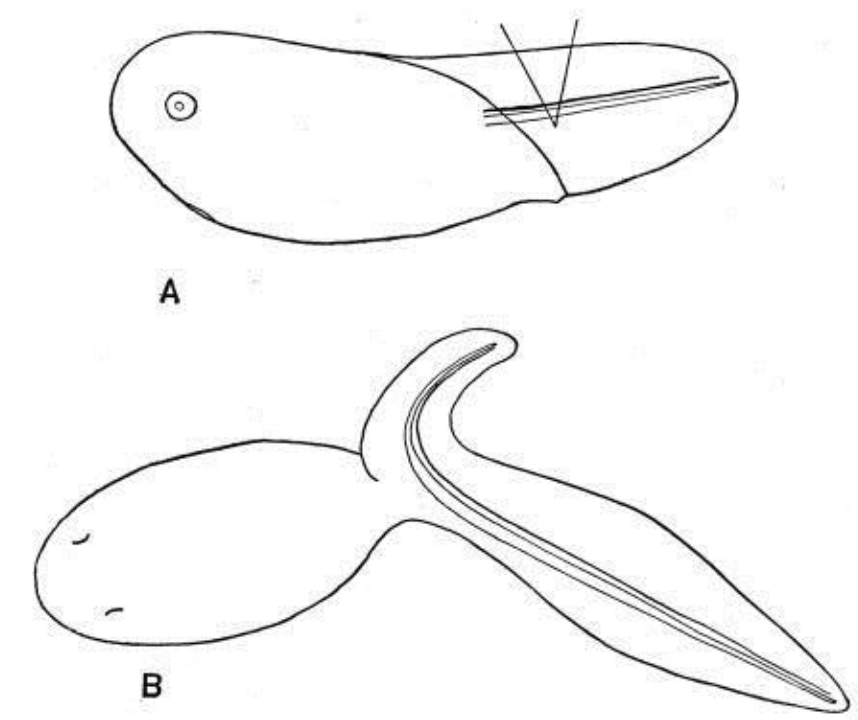


РИС. 56.—А. Головастик, чтобы показать, где из хвоста вырезается V-образный кусочек. В. Более поздняя стадия того же самого с новым хвостоподобным выростом из переднего конца хвоста.

Было показано, что две бластулы морского ежа могут быть объединены в единый эмбрион. Я обнаружил ('95), что иногда две бластулы слипаются и срастаются, так что образуется единая сфера двойного размера. Как правило, из каждой двойной бластулы развиваются две гастролы и два более или менее полных эмбриона, но в нескольких случаях я обнаружил, что может образоваться один эмбрион, который, однако, указывает на его двойное происхождение. Совсем недавно Дришу (1900) удалось^[90] добиться более быстрого соединения двух сегментирующихся яйцеклеток или бластул и получить идеальных одиночных особей из двух сросшихся бластул. Он обнаружил, что если слияние происходит на ранней стадии, то полученный эмбрион с меньшей вероятностью продемонстрирует свое двойное происхождение, чем при объединении более старых стадий бластулы. Цур Штрассен также наблюдал гигантские эмбрионы аскарид, которые возникают в результате слияния двух яйцеклеток. Леб обнаружил, что яйца *chætopterus*, которые можно заставить развиваться партеногенетически в определенных солевых растворах, часто слипаются и дают гигантские эмбрионы.

ГЛАВА X

ПРОИСХОЖДЕНИЕ НОВЫХ КЛЕТОК И ТКАНЕЙ

СУЩЕСТВУЕТ много трудностей на пути определения происхождения клеток, составляющих новую часть. Единственное средство, которым мы в настоящее время располагаем для изучения их источника, - это серийные срезы ряда различных стадий, взятые с интервалами у разных животных. Поскольку могут существовать различия между процессами у разных индивидуумов, и поскольку мы можем собрать воедино информацию, полученную на последовательных этапах, существует большая неопределенность в отношении изменений, происходящих во время регенерации, даже в некоторых из тех форм, которые изучались снова и снова. Если бы действительно было возможно проследить за движениями живых клеток у одного и того же животного, проблема представляла бы меньше трудностей, но это невозможно сделать. Будет выгоднее сначала рассмотреть более известные и простые процессы, а затем те, которые менее известны.

Регенерация головки и хвоста *lumbriculus* и некоторых моллюсков является сравнительно простым процессом и изучалась несколькими исследователями, результаты которых совпадают, по крайней мере, в отношении наиболее существенных признаков. Семпер (76) описал происхождение новых органов при формировании новых особей путем почкования у наис. Он обнаружил, что новый мозг и нервный канатик развиваются из эктодермы, новая мезодерма также из эктодермы, а новый пищеварительный тракт - из старого, за исключением глотки, которая возникает в результате слияния двух мезодермальных “жаберных щелей”. Бюлов ('83) изучал регенерацию хвоста поясничного отдела. Он обнаружил, что вентральный канатик в новой части возникает из парного эктодермального утолщения, а мезодерма возникает в результате пролиферации клеток. Эти клетки инвагинируются в области между эктодермой и энтодермой — поворот проктодеума рассматривается как энтодермальная инвагинация.^[91] Более поздние работы Рэндольфа, Ривеля, Мишеля, Хассе, Гепке и фон Вагнера по тем же или родственным формам указали на определенные ошибки в более ранних работах Земпера и Бюлова и добавили некоторые новые и важные факты, особенно в связи с происхождением мезодермы в новой части. Не пытаясь дать подробный отчет об этих результатах,

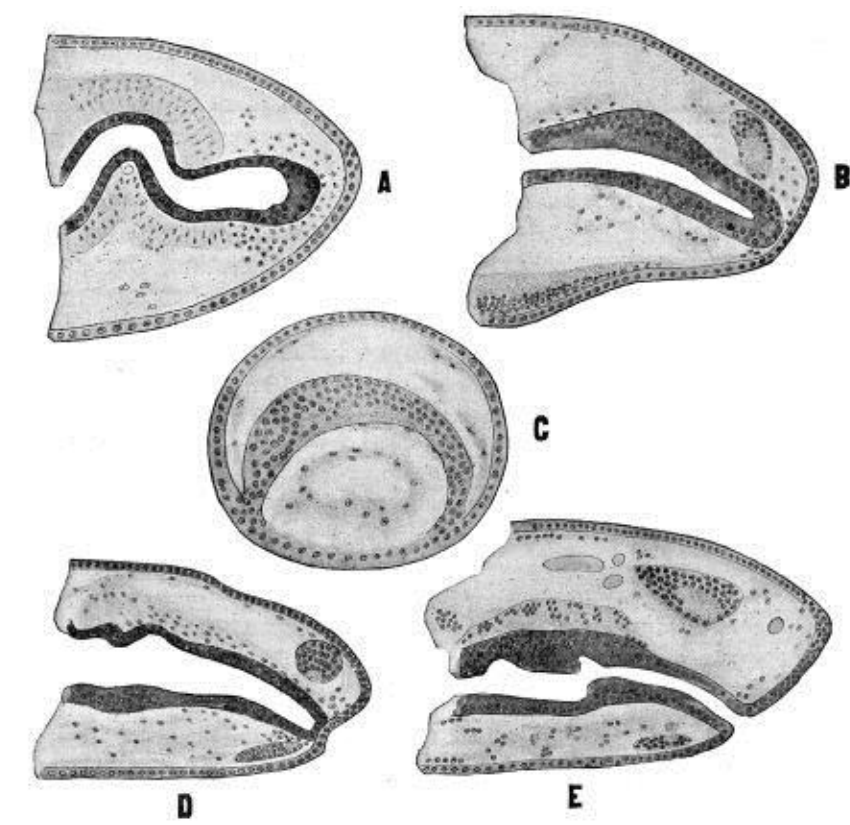


Рис. 57.- После Хассе. Регенерация *головки* из *Tubifex rivulorum*. А. Сагитальный разрез переднего конца. Через шесть дней после разрезания надвое. В. Через одиннадцать дней после разрезания надвое. С. Поперечный разрез новой детали. Через пять дней после операции. D. Через четырнадцать дней после операции. E. Через шестнадцать дней после операции.

Я опишу основные изменения, которые, как было обнаружено, имели место. Когда отсекается передний конец поясничного нерва или трубчатых мышц, поверхность разреза очень быстро закрывается в результате сокращения стенки тела. По мнению некоторых исследователей, при смыкании в основном задействованы круговые мышцы, но, по мнению других, результат достигается за счет продольных мышц. Срезанный конец пищеварительного тракта немного втягивается внутрь, и его конец также закрывается (рис. 57, А). В течение дня или двух никаких важных изменений не наблюдается, но вскоре на поверхности разреза появляется новая эктодерма. Эта эктодерма возникает во всех случаях из старой эктодермы, и по мере увеличения ее количества старая эктодерма отодвигается от края среза, оставляя слой, состоящий из одного ряда клеток над концом. Поскольку ядра, находящиеся в процессе деления, редко присутствуют до начала этих начальных процессов, вероятно, что изменения в значительной степени обусловлены удалением эктодермальных клеток или, что то же самое, оставлением клеток по мере того, как старая эктодерма отделяется от срезаемого конца. В новой эктодерме на конце происходит активный процесс пролиферации (рис. 57, В), что приводит к образованию большого количества клеток, расположенных внутри новой части. В это время эктодерма начинает выпячиваться наружу, так что пролиферирующие клетки начинают располагаться в куполообразном начале новой головки. По-видимому, существуют некоторые различия в количестве и локализации пролифераций у разных видов. Как правило, новые клетки возникают из вентральной и вентро-передней области куполообразного эктодермального покрытия новой части. Большая часть этого нового материала дает начало мозгу, спайкам и вентральному нервному канатику (рис. 57, С). Клетки, дающие начало этим структурам в *tubifex*, происходят из двух вентральных областей пролиферации, которые простираются по бокам и дорсально до переднего конца перед пищеварительным трактом. Там, где две массы сходятся вверх и спереди, формируется мозг.^[92] Клетки, которые не участвуют в формировании нервной системы, дают начало мышцам и соединительной ткани новой головки. Эти клетки расположены особенно на внешних сторонах

пролиферирующей массы. Происхождение новых мышц из эктодермы резко контрастирует с современными представлениями о происхождении новых тканей, и все же это пункт, по которому более поздние исследователи полностью согласны. Мишель, Хепке и фон Вагнер пришли к такому же выводу после тщательного изучения, и, по-видимому, нет причин отказываться принимать их результаты. Теоретическая важность этого открытия будет обсуждена позже.

Вскоре после начала пролиферации из эктодермы слепой конец пищеварительного тракта начинает выдвигаться вперед (рис. 57, D). Клетки в самой передней части его стенки начинают делиться, и конец растет в переднем направлении в виде более или менее твердого стержня. У некоторых видов этот стержень простирается до эктодермы, встречаясь с последней на внутренней стороне ее передне-вентральной поверхности. В этот момент развивается превращение эктодермальных клеток в виде слепой ямки, а позже эта ямка, углубляясь, превращаясь в трубку, образует полость рта. Его внутренний конец с самого начала соприкасается с передним концом пищеварительного тракта, либо же он соединяется с последним вскоре после своего образования. Они прижимаются друг к другу, клетки расходятся в середине области соприкосновения, и полость нового рта становится непрерывной с полостью старого пищеварительного тракта. Рот вначале располагается почти на конце (рис. 57, E), но из-за роста стенки тела над и перед ртом с образованием простомиума рот появляется позже и располагается больше на брюшной поверхности. Короткая трубка, образуемая вывернутой эктодермой, образует лишь короткую часть пищеварительного тракта. Она ведет от ротового отверстия к новой глотке и образует, следовательно, только щечную полость. Аналогичная эктодермальная трубка, устье, которое развивается в яйцеклетке-эмбрионе, становится не только щечной камерой, но и слизистой оболочкой глотки. Последнее, таким образом, считается эктодермальной структурой эмбриона. С другой стороны, в регенерированной голове слизистая оболочка новой глотки возникает из передней части энтодермального пищеварительного тракта. Таким образом, мы обнаруживаем, что один и тот же орган, глотка, может возникнуть у одного и того же животного из различных "зародышевых слоев". Этот результат также имеет важное значение для наших представлений о ценности и значении так называемых "зародышевых слоев" и помог произвести революцию в современном мнении о важности этих слоев.

Предыдущий отчет о развитии головы показал, что, хотя некоторые из новых органов и слоев возникают из тех же органов старой части, все же это верно не для всех из них. Таким образом, в то время как эктодерма дает начало эктодерме, новые мышцы, по-видимому, возникают не из старых и даже не из других мезодермальных тканей, а из эктодермы. Старый пищеварительный тракт дает начало большей части нового, но новая глотка происходит из старой энтодермы, а не из вывернутой эктодермы. Нервная система возникает не из старого вентрального канатика, а из разрастания эктодермы. Таким образом, она имеет то же происхождение, что и нервная система эмбриона. Происхождение новых кровеносных сосудов удовлетворительно не выяснено. Сетчатые мешочки возникают из эктодермальных ямок, как у эмбриона.

Что касается происхождения новой мезодермы, я думаю, доказательств все еще недостаточно, чтобы показать, что клетки, происходящие из старых мышц или брюшины, не принимают участия в формировании новых мышц и брюшины; но в том, что большая часть новых мышц и т.д. Происходит из пролифериовавших клеток, едва ли можно сомневаться. Однако это последнее открытие нисколько не теряет своего значения, даже если оно подтвердит, что старые мышцы и т.д. Вносят какой-то вклад в развитие новой части тела. Также не является полностью опровергнутым тот факт, что вентральный нервный канатик играет немалую роль в развитии нового спинного мозга.

Регенерация нового хвостового конца у этих же форм, по-видимому, происходит во многом таким же образом, как и у головы. Срезанный конец быстро закрывается; позже на задней поверхности появляется слой эктодермы, и новая часть выпячивается и приобретает куполообразную форму. Из эктодермы развивается парный, а у некоторых видов и одиночный

участок пролиферации, который дает начало новому вентральному нервному канатику. Боковые разрастания эктодермы производят, по мнению некоторых авторов, материал, из которого формируется мезодерма нового хвоста. Рэндольф, с другой стороны, описал новую мезодерму как возникающую из старой, особенно из определенных крупных клеток брюшины, которые встречаются по всему телу. Срезанный конец пищеварительного тракта закрывается, и позже на его заднем конце развиваются новые клетки. Выемка эктодермы в виде ямки срастается с задним концом пищеварительного тракта и устанавливает сообщение с внешней средой.

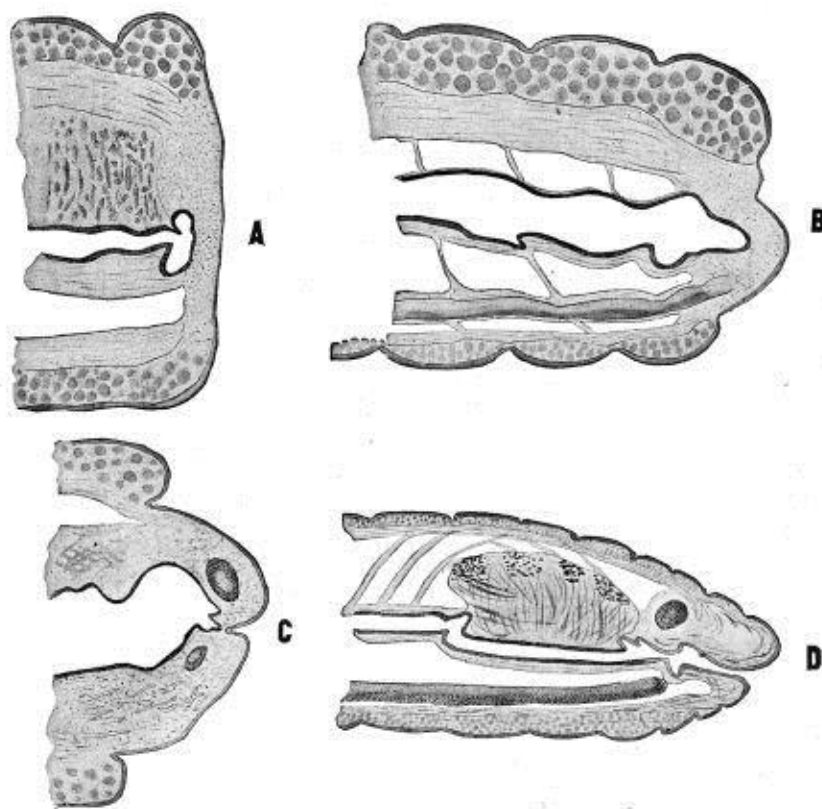


Рис. 58.- В честь Хешелера. Регенерация переднего конца дождевого червя. А. Через четыре дня. В. Через одиннадцать дней. С. Через двадцать пять дней. D. Через двадцать один день (более молодая особь).

Регенерация переднего конца дождевого червя была тщательно разработана Хешелером, и хотя из-за большей сложности процесса результаты не столь решительны, как только что описанные, все же во многих отношениях они совпадают. В экспериментах Хешелера были отсечены только четыре или пять передних сегментов. Закрытие срезаемого конца несколько отличается от закрытия в поясничном отделе. Вскоре на конце образуется клеточная пробка (рис. 58, А). Новые клетки кажутся лимфатическими. Хотя эта масса клеток может быть довольно большой, клетки, по-видимому, позже не образуют ни одного из органов в новой голове. Наличие этих клеток очень затрудняет выяснение происхождения других клеток, которые появляются позже. Благодаря отсутствию этой лимфатической пробки в поясничном отделе и нижних конечностях легче следить за процессами регенерации в них. Среди этих лимфоцитов вскоре появляются веретенообразные клетки, происхождение которых неясно, но Хешелер считает маловероятным, что это трансформированные лимфоциты, хотя они полностью перемешаны с последними. Позже клетки-веретена выстраиваются в правильные полосы, которые, по-видимому, являются продолжениями продольных мышц. Через несколько дней после операции лимфатическая пробка покрывается, начиная с края, эктодермой. Новые эктодермальные клетки возникают из старой эктодермы и, по-видимому, распространяются по лимфатической пробке в результате своего рода процесса миграции. Деления клеток в это время не происходит. Сначала все эти покровные клетки одинаковы, характерные железистые клетки эктодермы отсутствуют. Пищеварительный тракт несколько отходит от внешней поверхности разреза, и его конец

закрывается. Закрытый конец упирается во внутреннюю поверхность лимфатической пробки. Следующие изменения инициируются появлением кариокинетических делений во всех тканях новой части, которые приводят к быстрому росту и удлинению. Делящиеся клетки находятся как в новой, так и на границе старой эктодермы, где новая и старая части являются непрерывными. На этой стадии в лимфатической пробке появляется другой вид клеток, который, по-видимому, возник, по крайней мере частично, из эктодермы в результате проникновения новых клеток. Другие новые клетки могут образовываться на краю старых мышц, но неясно, происходят ли они в результате трансформации мышечных клеток или из недифференцированных клеток, лежащих в старых мышцах. В дополнение к этим источникам новых клеток, не представляется невероятным, что клетки могут отделяться от конца пищеварительного тракта.

Нервные волокна отходят от конца вентрального нервного канатика в новую часть, и группы клеток, часто находящиеся в процессе деления, появляются в старых ганглиях, даже в тех, которые лежат на большом расстоянии от переднего конца. Хешелер считает, что не исключено, что новые клетки, а также волокна, прорастают вперед от самого переднего конца нервного канатика в новую часть. Масса нервных клеток и волокон появляется перед старым нервным канатиком и простирается вверх и вокруг пищеварительного тракта, чтобы встретиться на переднем конце последнего с другой массой клеток, возникших в результате раннего блуждания эктодермальных клеток. Не исключено, что образования вокруг пищеварительного тракта (спаек), а также новый вентральный канатик также могут включать клетки того же происхождения.

В это время на переднем конце формируется трубчатая инвагинация эктодермы. Он соединяется с передним концом пищеварительного тракта; они сливаются, и устанавливается сообщение пищеварительного тракта с внешней средой. Глотка развивается из передней части пищеварительного тракта, которая после операции Хешелера может содержать часть исходного эктодермального устья, поскольку были отрезаны только пять передних сегментов, а эмбриональное устье несколько простирается за эту область. В другом эксперименте, проведенном Кребером, было удалено несколько больше переднего конца, но результат был тот же ([рис. 59](#)), так что ясно, что новая глотка может быть сформирована из старой энтодермы.

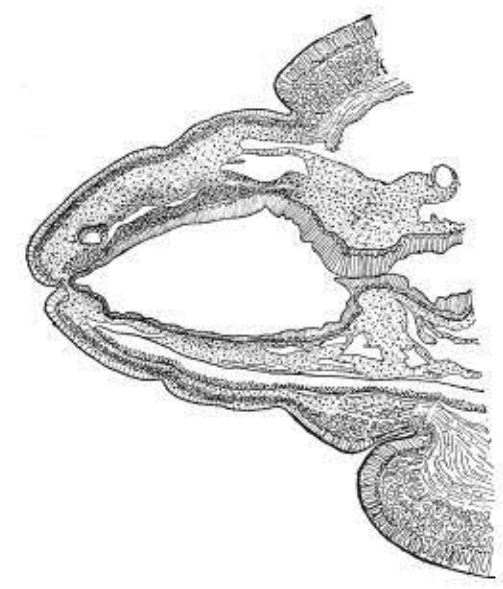


Рис. 59.- После Кребера. Регенерация переднего конца *Allolobophora fatida* после удаления шести сегментов. Первая стомодальная инвагинация была уничтожена. Новая глотка развивается из энтодермы.

Хешелер оставляет несколько нерешенных вопросов, особенно происхождение клеток, которые дают начало новой мускулатуре, но выяснить их происхождение у этого животного практически невозможно из-за присутствия лимфоцитов. Открытие Хешелера о том, что клетки лимфатической пробки сами по себе, по всей вероятности, не вносят вклада в формирование новой части, является важным результатом и показывает, что эти, казалось бы, недифференцированные клетки не обладают способностью давать начало различным видам новых тканей. Проникновение клеток в эту твердую пробку из эктодермы и, возможно, также из других источников и их последующее объединение для образования дефинитивных органов также является чрезвычайно важным моментом, особенно потому, что это заставляет нас остерегаться слишком поспешного принятия точки зрения, что все клетки в массе, имеющие одинаковый общий и недифференцированный вид, имели сходное происхождение, и показывает, что внешне индифферентные клетки действительно могут нести с собой в новую часть те признаки, которые определяют их судьбу. Другие клетки, по-видимому, столь же недифференцированные и находящиеся в том же положении, могут обладать совершенно иными возможностями.

У позвоночных регенерация хвоста и конечностей амфибий и хвоста ящериц изучалась рядом исследователей. Регенерация хвоста нескольких уроделей и личинки лягушки была более полно исследована Фрейссом ('95) и Барфуртом ('91). Если мы сначала рассмотрим результаты исследования Фрейсса хвоста *urodeles*, у которых есть костистые позвоночные, мы обнаружим, что происходят следующие изменения. Поверхность разреза покрыта кожей, изгибающейся над открытой частью, что сопровождается миграцией клеток от края эктодермы. Только неспециализированные клетки покидают старую эктодерму, чтобы бродить по поверхности разреза; клетки желез и органов чувств полностью отсутствуют в новой эктодерме. Эти типы клеток развиваются позже из недифференцированных клеток над новой частью. Развитие новых позвоночных не следует эмбриональному методу развития. У эмбриона сначала закладывается энтодермальная хорда, а вокруг нее и мезодермальных клеток нервного канатика накапливаются, образуя скелетную ткань. Позже, по мере развития позвоночных, хорда в значительной степени стирается, ее фрагменты остаются вдоль позвоночного столба. При регенерации хвоста взрослого животного остатки старой хорды (даже если они обнажены при разрезе) не принимают никакого участия в формировании новой ткани. На самом деле, хорды вообще не образуются. Из поврежденных позвонков или, по крайней мере, из покрывающей их скелетной ткани пролиферируют клетки, из которых развивается хрящевая трубка, окружающая новый нервный канатик, который растет из обрезанного конца старого канатика. В этой трубке образуются центры отложения известкового материала, и таким образом образуются новые позвоночные. Новый нервный канатик развивается из обрезанного конца старого канатика, и особенно из клеток выстилающего эпителия *центрального канала*. Новые мышцы развиваются из клеток, которые возникают из старых мышц.

У головастика лягушки регенерация хвоста происходит, по существу, тем же способом, что только что описан у взрослого уроделя, за исключением того, что в хвосте имеется только нотохорда, регенерируется только нотохорда. Согласно Фрейссу, новая хордовая ткань развивается из клеток, которые возникают из оболочки старой хорды, а не из вакуолизованных клеток самой хорды. Клетки хорды, утверждает он, происходят из энтодермы эмбриона,^[93] в то время как оболочка возникает из мезодермы; следовательно, недавно регенерированная хордина, которая возникает из оболочки старой, происходит из другого зародышевого слоя. Из этого утверждения может быть сделано исключение, поскольку у эмбриона лягушки хордовая кость развивается из ткани, которая поначалу совершенно непрерывна с мезодермой и, фактически, может называться мезодермой; также потому, что в свете более поздних исследований вполне вероятно, что и хордовая кость, и ее оболочка имеют совершенно одинаковое происхождение.

Известно, что хвост ящериц обычно обламывается в определенной области у основания и что перелом происходит не между позвонками, а в середине позвонка — у некоторых видов седьмого хвостового. Позвонки толще на концах, чем в середине, и прочно удерживаются вместе

межпозвоночными хрящами. Центры хвостовых позвонков являются самыми слабыми звеньями в цепи или, по крайней мере, местом, в котором позвоночный столб легче всего ломается в ответ на сокращение мышц хвоста.^[94] Фрейсс и другие говорят об этом устройстве как об адаптации для обрыва хвоста.

Регенерирующий новый хвост содержит не новый ряд позвонков, как новый хвост саламандры, а вместо этого хрящевую трубку, которая прикреплена к половине сломанного седьмого хвостового позвонка.

Регенерация новых тканей хвоста ящерицы происходит следующим образом: на поверхности разреза образуется струп, состоящий частично из свернувшейся крови, частично из разрушенных тканей из поврежденных клеток. В течение недели некротизированная ткань отпадает, и обнаруживается гладкая поверхность эктодермы, покрывающая конец хвоста. Новая эктодерма, по-видимому, происходит от старой, но способ ее развития не изучен. Более глубокий слой кожи ящерицы состоит из мезодермальной соединительной ткани, а в новой части этот слой возникает из соединительной ткани старой части. Ткань, образующая хрящевую трубку нового хвоста, развивается из скелетной ткани сломанного позвонка. Остатки старой хорды, присутствующие в позвонке, не имеют ничего общего с новой структурой, и новая трубка никоим образом не представляет собой хорду, но, по-видимому, это структура *sui generis*. На более поздних стадиях в хряще могут формироваться костные пластинки, но они слишком неправильной формы, чтобы их можно было сравнивать с позвоночными. Из срезанного конца нервного канатика вырастает трубка, которая в некоторых формах, как показывает Фрейсс, является лишь продолжением эпителия, выстилающего нервный канатик. При других формах возможно, что другие клетки старого спинного мозга также могут расти назад, делиться и производить новые клетки. Тонкая нить, сформированная таким образом, не посылает никаких нервных волокон в окружающие части. Однако у *Anguis fragilis* в новом спинном мозге присутствует несколько ганглиозных клеток. Фрейсс утверждает, что вполне вероятно, что, хотя морфологически новая трубка является нервным канатиком, физиологически она не функционирует ни у одной из рептилий.

Новые мышцы образуются из старых. Фрейсс считает, что новые мышечные волокна образуются из так называемых “веретенообразных волокон”, которые отделяются от примитивных мышечных пучков. Фрейсс считает, что эти волокна обычно возникают в процессе физиологической регенерации мышц, а также после повреждения мышц. Из этих веретенообразных клеток развиваются новые мышечные волокна таким же образом, как и мышечные клетки эмбриона.

Фрейсс подводит итог результатам своих исследований регенерации следующим образом: (1) Как у амфибий, так и у рептилий поврежденные ткани могут производить только новые ткани, подобные самим себе. Лейкоциты выполняют только функцию питания и поглощения разрушенных частей тканей. Они никогда не становятся постоянными тканями - ни соединительной, ни какой-либо другой. (2) Все ткани способны к саморегенерации либо непосредственно из своих дифференцированных элементов, либо из матрикса. Матрицей для эпидермиса служит мальпигиев слой кожи; для центральной нервной системы - эпителий центрального канала нервного канатика; а для мускулатуры - волокна веретена.

Фрейсс также формулирует следующие общие утверждения: (a) Регенерация не является ни чистым повторением онтогенеза, ни филогенеза. Этот процесс скорее носит наследственный характер, при котором часто задействованы сложные адаптации тканей, которые следуют законам взаимосвязанного развития. (b) Мы не можем объяснить феномен регенерации как результат повреждения тканей, или как результат увеличения поступления пищи, или как следствие устранения сопротивления росту. Гораздо более важными являются принципы, изложенные в предыдущем параграфе (a).

Барфурт подробно изучил регенерацию хвоста у некоторых амфибий; и его результаты, хотя и не охватывают такой широкий круг вопросов, как результаты Фрейсса, все же дают более

подробный отчет о происхождении новых тканей. Результаты Барфурта по тритону и сиредону существенно не отличаются от результатов Фрейсса. У головастика лягушки Барфурт обнаруживает, что нотохорд регенерирует из оболочки старого нотохорда. У личиночного уроделя он обнаруживает, что новая хорда возникает, как у головастика, а не из скелетной оболочки, как утверждает Фрейсс. У очень молодых личинок *siredon* сами клетки хорды, по-видимому, дают начало клеткам новой хорды. У более старых личинок, у которых скелетная ткань развивается вокруг хорды, регенерация происходит как из этой ткани, так и из оболочки хорды. Он приходит к выводу, что при регенерации новой хорды, а также скелета происхождение клеток зависит от стадии развития поддерживающих тканей.

Что касается регенерации мышц, Барфурт приходит к следующим выводам: у очень молодых личинок сиредона дегенеративные изменения в мышечных клетках часто очень незначительны. Регенерация происходит за счет роста и вытеснения старых мышц. За это время в мышечных волокнах образуются концевые и боковые образования, похожие на почки. Эти выросты содержат ядра и образуют саркобласты; и они переходят в новую часть, где из них образуются новые мышечные волокна таким же образом, как и из клеток эмбриона. У старых личинок лягушки и у взрослых животных в целом изменения более сложные. Можно выделить два процесса: (a) дегенеративный и (b) регенеративный. (a) Обнаружены расщепленные мышечные волокна, которые были разрезаны, и оторванные кусочки мышечных волокон. За этим следует накопление лейкоцитов и гигантских клеток. Ядра в дегенерирующих мышечных волокнах атрофируются, и вещество волокон разрушается. (b) Мышечные волокна расщепляются вдоль, образуя веретенообразные волокна, и одновременно увеличивается количество ядер. Образуются саркобластоподобные выросты старых мышечных волокон, которые продуцируют саркобласты, которые становятся новыми мышечными волокнами.

Барфурт согласен с Фрейссом в двух основных моментах, а именно. все ткани хвоста обладают способностью к регенерации и что каждая ткань производит только ткань, подобную себе. Закон, который Келликер пытался установить, а именно. то, что элементы сформированных тканей утратили способность производить другие виды тканей, — закон спецификации ткани, — подтверждается этими результатами Фрейсса и Барфурта, но противоречит, как было показано выше, результатам на дождевом черве, а также, как мы увидим, даже у амфибий, как, например, при регенерации хрусталика глаза.

Спалланцани^[95] был первым, кто изучил регенерацию конечности у саламандр, и обнаружил, что скелет в новой части такой же, как у нормальной конечности. Бонне, Филипо,^[96] как и другие натуралисты,^[97] также исследовали регенерацию конечностей саламандр. Гетте ('79) изучал эмбриональное развитие и регенерацию конечностей тритона, особенно в том, что касается происхождения новых костей. Он обнаружил, что скелет развивается почти одинаково как в эмбриональной конечности, так и в регенерированной конечности, и можно сказать, что процесс в последней повторяет процесс в первой. Это особенно верно для регенерации конечности очень молодой личинки, но чем старше личинка, тем больше она отходит от эмбрионального типа развития. Если конечность отсекается через плечо или бедро, на месте среза образуется новая ткань. Если личинка совсем молодая, так что формирование хрящей в ножке зашло не очень далеко, новая ткань очень мало отличается от старой; но если нога более старой личинки ампутирована, разница между старой и новой частями становится более разительной. Если кости ноги окостенели, переход от старой части к новой поначалу очень резкий. Новая ткань, которая образует новые хрящи новой конечности, развивается в виде колпачка над срезанным концом старой кости. Гетте не дает четкого указания относительно происхождения нового хряща, но его рассказ заставляет предположить, что он развивается из старого хряща или из какой-то части кости. Это действительно так, как я наблюдал при приготовлении регенерирующей ножки *Plethodon cinereus*, в которой новая хрящевая ткань образуется из надкостницы старой кости. Гетте показывает, что образуются два длинных стержня ткани, которые отделены друг от друга на

большей части своей длины. Они дают начало двум костям голени или предплечья, в зависимости от обстоятельств. Сломанный конец бедренной или плечевой кости также завершается короткой хрящевой шапочкой, которая поначалу является непрерывной с двумя только что описанными стержнями. Концы этих двух стержней распадаются на ряд частей, которые образуют предплюсны, или запястные кости, и пальцы. Сначала формируются два пальца, а остальные добавляются в виде отростков со стороны одного из двух стержней. Важно отметить, что новые хрящи формируются, по большей части, из непрерывного субстрата (или, скорее, из двух), который разделяется на пропорциональные части для образования элементов новой конечности.

Регенерация мышц конечности взрослого животного, *plethodon*, была недавно разработана Тоулом. Нога была отрезана посередине предплечья. Обширные изменения происходят во всех мышцах, которые простираются на уровне разреза. Старые волокна в нижнем конце мышцы, *то есть* те, что расположены вблизи от срезаемого конца, распадаются, и количество ядер значительно увеличивается. Разделение ядер, по-видимому, прямое, каждое сохраняет в себе часть старого мышечного вещества. Из некоторых из этих клеток формируется новая мышечная ткань в новой части. Выше по предплечью мышечные волокна разрушаются в меньшей степени, и еще выше некоторые из старых волокон могут оставаться неповрежденными. В старой мышце также образуются новые мышечные волокна, особенно в области около разреза.

Процесс регенерации ни у каких других позвоночных не был проработан так полно, как у тех, что описаны на предыдущих страницах, хотя регенерация *отдельных тканей* или органов у позвоночных была тщательно исследована. Во всех таких случаях обнаруживается, что подобные ткани дают начало подобным.

У планарий было обнаружено, что во время регенерации эктодерма покрывает открытую поверхность, и из нее возникает новая эктодерма; пищеварительный тракт, по-видимому, происходит частично из старого тракта, а частично из клеток среднего слоя; нервная система, по-видимому, также развивается из клеток среднего слоя, которые обнаружены разбросанными по телу. Эти клетки, по-видимому, образуют своего рода резервный запас, который дает начало пищеварительному тракту, нервной системе и клеткам среднего слоя в новых частях. Из них также возникает новая глотка и слизистая оболочка глотковых камер, а также некоторые другие структуры. В настоящее время невозможно сказать, может ли один и тот же вид клеток дать начало всем этим структурам, или же в среднем слое присутствуют разные виды клеток, которые невозможно отличить друг от друга с помощью методов, имеющихся в нашем распоряжении в настоящее время.

Изменения, происходящие в тканях тех животных, которые регенерируются путем морфаллактики, были тщательно исследованы лишь совсем недавно. Бикфорд заявил, что в *tubularia* старая дифференцированная ткань переходит непосредственно в ткань новой части, и Дриш подтвердил это утверждение. Стивенс изучил с помощью серийных срезов различные происходящие изменения. Обнаружено, что происходит деление как эктодермальных, так и энтодермальных клеток, но особенно эктодермальных. Трудно или невозможно сказать, делятся ли все эктодермальные клетки или только некоторые из них, но происходит это или нет, вся старая область переходит в новый гидрант.

Изменения, происходящие у гидры, были недавно изучены в моей лаборатории Роули, который обнаружил, что определенное количество делений происходит в старых клетках, особенно в эктодерме. Деление клеток - не очень активный процесс, и не кажется невероятным, что многие старые клетки переходят, не делясь, в новую часть.

Одним из самых знаменитых экспериментов Трембли был тот, в котором гидр выворачивали наизнанку ([рис. 1](#), А, Б), так что эктодерма выстилала внутреннюю полость, а энтодерма покрывала внешнюю стенку. Щупальца не были вывернуты, но оставались торчащими из рта вывернутого животного. Следовательно, их отверстия, или проемы для рук, появляются на внешней поверхности тела. Чтобы предотвратить повторное переворачивание вывороченной

гидры, как это обычно бывает, Трембли проткнул маленькую щетинку поперек стенки тела. Обнаружив, что гидры все еще прилипают к щетинкам на следующий день, он пришел к выводу, что они не вернулись к своему прежнему состоянию, но что внешний слой (энтодерма) изменил свой характер так, что стал эктодермой, а внутренний слой (эктодерма) стал энтодермой.^[98] Эксперимент, по-видимому, показал, что два слоя могут менять свой специфический характер и трансформироваться друг в друга в зависимости от их положения у животного. Эти замечательные результаты не подвергались сомнению до 1887 года, когда Нуссбаум повторил эксперимент и показал, что Трембли упустил из виду важный факт. Было обнаружено, что даже щетинка, проталкиваемая через тело, не мешает гидре вернуться в свое первоначальное состояние, хотя и может задержать возвращение. Если поворот назад можно предотвратить, животное умирает. Нуссбаум показал, как происходит поворот назад у животного, пока оно остается на щетине. Вывернутый ножной конец сначала начинает поворачиваться назад, проталкиваясь в центральную полость. Когда дело доходит до щетинки, она переходит на одну ее сторону, и, продолжая поворачиваться назад, лапка выходит из рта, увлекая за собой остальное тело.^[99] Последний акт разворота может происходить только путем отрыва через одну или обе стороны, и это часто делается. Щетина может все еще оставаться прилипшей к телу с одной стороны или даже оставаться с обеих сторон, если тело после разрыва зажило вокруг щетины. Процесс поворота назад может происходить довольно быстро, и Трембли упустил его из виду, слишком уверенно полагаясь на наличие щетины, торчащей из тела животного.

Метод, с помощью которого происходит переворачивание слоев, не был, по-видимому, четко описан Нуссбаумом в его первой статье, поскольку его отчет, по-видимому, подразумевает в определенных отрывках, что эктодерма может скользить по энтодерме во время процесса, а не то, что оба слоя всегда переворачиваются вместе. Ишикава, который изучал эту проблему позже, дал более четкое описание метода поворота назад. Нуссбаум заявил в более поздней статье, что он описал, по сути, тот же процесс.

В заключение можно определенно заявить, что трансформация эктодермы в энтодерму не может происходить у гидры. Ишикава также пытался удалить энтодерму с кусочка, расправив его, а затем убив внутренний слой слабой кислотой, нанесенной кистью, но кусочки такого рода не смогли регенерировать новую энтодерму.

Тауэр недавно заявил, что если поместить живую гидру в сильный свет дуговой лампы мощностью 52 вольт 12 ампер, который фокусируется на животном (после прохождения через квасцовую ячейку), клетки эктодермы отлетают, но если животное оставить, оно впоследствии производит новую эктодерму. Была ли утрачена вся эктодерма или только более крупные нервно-мышечные клетки, разобрать не удалось.

Одним из самых неожиданных открытий последнего времени в связи с проблемой регенерации является возобновление удаленного глаза тритона и саламандры. Колуччи впервые обнаружил в 1891 году, что при частичном удалении глаза из оставшегося фрагмента развивается новый глаз и что *новый хрусталик развивается из края луковицы*. Вольф, несколько лет спустя, не зная о результатах Колуччи, также обнаружил, что после экстирпации хрусталика тритона путем надреза в роговице из края старой радужки развивается новый хрусталик. Вольф указал на большую теоретическую важность этого результата. Эксперимент был повторен и подтвержден рядом более поздних исследователей, так что не остается никаких сомнений относительно его точности.

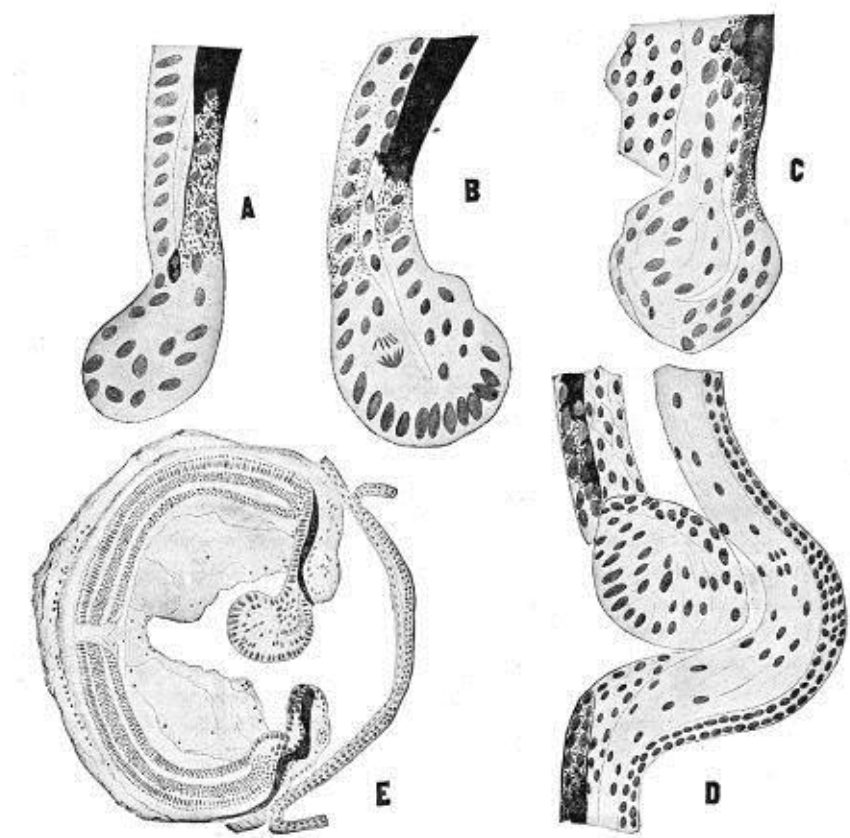


Рис. 60.- После Вольфа. Регенерация хрусталика глаза Тритона. А. Край радужной оболочки с началом хрусталика. В, С, D. Более поздние стадии того же самого. Е. После Фишеля. Весь глаз с регенерирующим хрусталиком.

После удаления старой линзы рана в роговице быстро заживает, и в течение двух-трех недель в одной точке на краю радужки появляется утолщение (рис. 60, А). Клетки, которые производят это утолщение, являются обычными глубоко пигментированными клетками радужной оболочки, где внешний слой клеток радужной оболочки становится непрерывным с внутренним слоем. Количество клеток увеличивается, и образуется сфероидальный шар, который опускается в пространство, ранее занимаемое хрусталиком (рис. 60, Е). Клетки становятся более четкими за счет поглощения входящего в них пигмента и располагаются концентрически, как в обычном хрусталике. Полностью сформированный новый хрусталик отделяется от радужки и занимает нормальное положение.

Самым удивительным фактом в связи с развитием нового хрусталика является то, что он возникает из части тела, из которой хрусталик глаза никогда не развивается у эмбриона этой формы или любого другого позвоночного. У эмбриона хрусталик развивается из эктодермы сбоку головы и лишь вторично соединяется со зрительной чашечкой, которая образовалась в результате эвагинации передней стенки переднего мозга. Однако при регенерации хрусталика взрослого человека эктодерма, покрывающая глаз, не принимает участия в формировании нового хрусталика - фактически, он отделен от глаза толстым внутренним мезодермальным слоем роговицы. Хрусталик развивается, как уже было сказано, из уже дифференцированных слоев радужной оболочки. Еще один интересный момент заключается в том, что клетки, образующие прозрачный хрусталик, происходят из клеток радужной оболочки, которые, по крайней мере частично, заполнены черным пигментом. Если бы этот пигмент оставался в клетках, новый хрусталик, хотя и мог бы быть структурно совершенным, был бы физиологически бесполезен. Однако пигмент исчезает по мере развития хрусталика. В этом случае мы обнаруживаем высокоспециализированный орган, хрусталик, развивающийся из ткани, также специализированной в другом направлении. Указание на то, что хрусталик и радужная оболочка являются частями глаза, не упрощает проблему, поскольку они произошли из разных частей тела и

лишь вторично соприкасаются друг с другом. Колуччи с удовлетворением отметил, что и эмбриональный хрусталик, и регенерированный происходят из эктодермы и что полученный результат может быть приведен в соответствие с гипотезой о “зародышевом слое”.

Вольф обратил внимание на тот факт, что новый хрусталик возникает из верхнего края радужки и что это, очевидно, наиболее выгодное положение, в котором он мог бы развиваться из радужки, поскольку под действием собственного веса он встает на место по мере развития. Если бы линза появилась из какой-либо другой точки поля зрения, ее положение было бы менее выгодным, так как она могла быть не установлена в нужное положение.

Фишель, который совсем недавно изучал регенерацию хрусталика у личинок *Salamandra maculata*, обнаружил, что после удаления хрусталика радужная оболочка превращается в морщины или складки и поначалу может прилипнуть к срезанному краю роговицы. После заживления роговицы радужная оболочка возвращается в свое нормальное положение. Он обнаружил, что первые изменения более или менее одинаковы по всему краю радужной оболочки и включают частичное впитывание пигмента, разделение внутреннего и внешнего слоев по краям и припухлость края. Эти изменения лишь незначительно проявляются в тех частях, которые не образуют хрусталик, но у верхнего края радужной оболочки они идут дальше и приводят к образованию хрусталика в этой области. Он также обнаружил, что новый хрусталик развивается у животных, содержащихся в темноте, так же как и у тех, кто содержится на свету, и одним и тем же способом.

Фишель также опробовал эффект удаления части верхнего края радужной оболочки в момент удаления хрусталика, чтобы увидеть, будет ли при отсутствии этой части хрусталик развиваться из других частей неповрежденного края радужной оболочки. Он обнаружил, что новый хрусталик по-прежнему находится на верхнем крае радужной оболочки из части, оставшейся после операции, а не на неповрежденном краю в других частях. Это, по-видимому, показало, что повреждение радужной оболочки само по себе является стимулом, запускающим формирование хрусталика. Этот вывод становится вероятным из результатов других экспериментов, в которых радужная оболочка была заклеена в нескольких точках, когда в нескольких из этих поврежденных областей начали формироваться новые хрусталики. В некоторых случаях Фишель обнаружил, что два или более хрусталика начали формироваться, когда радужная оболочка не была намеренно повреждена; но не исключено, что какое-то повреждение могло быть нанесено при удалении хрусталика. Фишель, как было сказано, удалил обширные участки верхней части радужки и обнаружил, что по краю разреза может образоваться новый хрусталик, даже в области *ресничных пар*; и даже после удаления всей верхней части радужки во внутреннем слое или сетчатке оставшейся области могут появиться хрусталикоподобные структуры.

Если вместо удаления хрусталика его смещают путем надавливания на роговицу до тех пор, пока хрусталик не покинет свое нормальное положение и не войдет в стекловидное тело, из края радужки образуется новый хрусталик, как если бы старый хрусталик был полностью удален из глаза, но в экспериментах, в которых это делалось, новый хрусталик не был хорошо сформирован. Результат показывает, что нет необходимости удалять старую линзу из глаза для того, чтобы вызвать регенерацию новой, а только для того, чтобы линза потеряла свое нормальное положение в глазу.

Что касается стимула, определяющего развитие хрусталика, Фишель соглашается с Вольфом в том, что гравитация играет определенную роль в достижении результата. Отсутствие старого хрусталика в его нормальном положении, а также сморщивание роговицы также могут выступать в качестве факторов. Фишель спорит с Вольфом относительно интерпретации результата как адаптации и заявляет, что “организм всегда реагирует на изменение отношения только одним способом, направление которого уже определяется внутренними структурными отношениями, независимо от того, является ли результат адаптивным или нет. Реакция следует за каждым стимулом способом, определяемым ограниченными возможностями клеток. С таким

единообразием реакции не может быть связана идея фундаментальной приспособляемости, поскольку реакция, которая кажется нам адаптивной в серии сложных изменений, может оказаться неадаптивной в другой серии”.

Я думаю, вопрос о том, действительно ли Фишель здесь согласился с аргументацией Вольфа, остается открытым. Демонстрация того, что в процесс вступают уже существующие факторы, не меняет результата, при условии, что организм устроен так, что присутствуют только те факторы, которые вызывают полезную реакцию. То, что реакция иногда может быть несовершенной, не влияет серьезно на аргументацию — фактически, это делает дело тем более примечательным, если эти несовершенные попытки направлены на получение полезных ответов. Фишель резюмирует свои выводы следующим образом: “Нет необходимости, и это несовместимо с фактами, описывать формирование хрусталика в телеологическом смысле и выдвигать этот случай в качестве доказательства универсального применения телеологического принципа. Как уже было сказано, факты, относящиеся к этому случаю, гораздо яснее показывают, что организм всегда реагирует на каждое изменение способом, соответствующим его ограниченным возможностям, независимо от телеологического принципа. Планария, например, реагирует на стимул и формирует новую головку, даже если у нее уже есть одна или несколько; трубочник образует гидрант на своем базальном конце, если этот конец свободно окружен водой; актиния формирует новый рот на боковой стороне своего тела и т.д.; то же самое происходит с клетками *ресничных парс* и *радужной оболочки*, которые дифференцируются в волокна хрусталика. Работая вслепую, без учета последствий, поскольку они касаются целого, производится только то, для чего существуют условия, вызывающие его формирование в клетках”.

РОЛЬ, КОТОРУЮ ИГРАЮТ “ЗАРОДЫШЕВЫЕ СЛОИ” В РЕГЕНЕРАЦИИ

Наше исследование происхождения тканей и органов в новых частях показало, что в большинстве случаев старые ткани дают начало ткани того же типа в новой части; или в некоторых других случаях, как в нервной системе, регенерирующие органы возникают из того же “слоя”, из которого они развиваются в эмбрионе. Эти факты побудили многих авторов утверждать, что ткани и органы в регенерированной части возникают из тех же зародышевых слоев, что и те же части эмбриона. Предполагается, что эктодерма дает начало эктодерме и тем структурам, которые возникают из эктодермы у эмбриона, как, например, нервная система, устьица и т.д. Предполагается, что энтодерма дает начало энтодерме и энтодермальным структурам, а мезодерма - мезодерме и ее производным. Это мнение настолько укоренилось, что нередко можно встретить исследователей, заявляющих о триумфальном успехе своих результатов, потому что им удалось проследить за органами в регенерированной части до тех же зародышевых листков, которые дают начало этим органам в эмбрионе. Прежде чем принять решение относительно ценности этой точки зрения, давайте кратко рассмотрим основы так называемой гипотезы зародышевого слоя.

Происхождение этой гипотезы восходит, по крайней мере, к 1759 году, когда К. Ф. Вольф отстаивал свой тезис о том, что пищеварительный тракт цыпленка существует в виде плоской структуры, похожей на лист, которая впоследствии сворачивается в трубку. Он считал вероятным, что таким же образом могут возникнуть и другие эмбриональные органы. Его взгляды не произвели в то время никакого впечатления на современников и были похоронены до 1812 года, когда Меккель переиздал работу Вольфа в немецком переводе. Пандер в 1817 году различил два слоя в раннем эмбрионе, серозный и слизистый, и заявил, что позже между двумя другими появляется третий, сосудистый слой. Фон Бер опубликовал в 1829 году свои знаменитые мемуары о развитии цыпленка, в которых он выделил два первичных слоя в зародыше, животный и вегетативный слой, и утверждал, что каждый из них разделяется на два, образуя четыре эмбриональных слоя. Ремак в 1851-1855 годах дал более точное описание зародышевых слоев и заявил, что из самого внутреннего слоя возникают эпителий и железистые клетки пищеварительного тракта (включая слизистую оболочку желез, которые открываются в

пищеварительный тракт). Из самого внешнего слоя он показал, что развивается кожный покров, органы чувств и нервная система, а из двух средних слоев развиваются мышцы, кровь, органы выделения и репродуктивные органы. Под термином “зародышевые листки” в то время подразумевалось только то, что зародыш формируется из листков.

Хаксли в 1849 году указал, что медуза состоит из двух слоев, внешнего и внутреннего, и обратил внимание на их возможную эквивалентность серозному и слизистому слоям фон Бэра. Эта идея о сходстве между слоями эмбриона и взрослой особи низшей формы послужила отправной точкой для более современной формулировки гипотезы о зародышевом слое. Работа Ковалевского по развитию ряда низших животных показала, что у многих форм присутствует двухслойная стадия, или гастрюла, образованная поворотом стенки полой бластулы. Таким образом, образуются два зародышевых слоя, внешний и внутренний, которые соответствуют эктодерме и слизистой оболочке пищеварительного тракта, или энтодерме. Хотя работа Ковалевского во многом способствовала закладке фундамента современного изучения эмбриологии, сам он очень мало занимался спекуляциями того рода, которые вошли в моду несколько лет спустя. Открытие Ковалевским стадии гастрюлы у эмбрионов многих различных групп было полностью подтверждено и расширено, но сложные спекуляции, которые были построены на этом как основе, вышли далеко за рамки фактических данных и на какое-то время отвлекли внимание эмбриологов от более важных проблем. Геккель занял более экстремальную позицию, чем большинство его современников, и предположил, что стадия гастрюлы, которая встречается у столь многих групп многоклеточных, соответствует предковому двухслойному взрослому животному, гастреа, от которого произошли все высшие формы. Наличие гастрюлы в процессе развития было интерпретировано как “повторение” этой наследственной взрослой стадии. Таким образом, предполагается, что два первичных слоя имеют историческое значение.^[100] Эмбриологи вскоре начали поиск аналогичного способа интерпретации среднего зародышевого слоя или слоев, что привело, среди прочих взглядов, к формулировке “гипотезы кишечного мешка”. С этой точки зрения предполагается, что полости тела, или целома, изначально были мешковидными выростами из пищеварительного тракта предкового взрослого животного. Позже предполагается, что эти клетчатые мешочки были отрезаны от связи с пищеварительным трактом — их полости превратились в полости тела, а их стенки дали начало мезодермальным органам. Образование мешочков из стенок архентерона эмбриона у нескольких групп животных было интерпретировано как повторение предкового взрослого животного.

Сравнение зародышевых слоев у разных форм очень скоро привело к попытке “гомологизировать” эти слои у разных животных. Если пластинки исторически имели одинаковое происхождение, или появлялись одинаковым образом у эмбрионов, или давали начало одним и тем же органам, говорят, что они гомологичны. При отсутствии знаний о первых двух из этих условий обычно считается достаточным, если можно показать, что сходные органы возникают из слоя, “гомологизировать” этот слой в двух формах. Изучение эмбриологии вскоре превратилось в поиск гомологий. Полученные результаты привели к неразрешимым трудностям и бесчисленным противоречиям, пока не началась реакция, и многие эмбриологи не стали скептически относиться ко всей ценности этого метода исследования.

Результаты детального изучения процесса расщепления в ряде групп помогли, возможно, расчистить путь к более основательному зачатию. Было обнаружено, что расщепление яйцеклетки у представителей групп кольчатых червей, моллюсков и турбелляриев чрезвычайно похоже — фактически, настолько похоже, что кажется маловероятным, что это могло произойти случайно, тем более что серия расщеплений довольно сложна. Обнаружение этих сходств сразу же привело к сравнению, а сравнение — к еще одному установлению гомологий, а гомологии снова привели к противоречиям, пока в настоящее время едва ли найдутся два исследователя, согласных относительно критерия гомологии.^[101] Однако, оставляя этот вопрос в стороне и фиксируя наше внимание только на сходстве процесса расщепления, мы, я думаю, вправе искать объяснение сходства в какой-то исторической связи. Я думаю, мы можем исключить без обсуждения

возможность того, что этот тип расщепления представляет собой предковое взрослое животное. Поскольку вопрос о происхождении входит в проблему, мы можем с некоторой степенью вероятности заключить, что рассматриваемые группы могли произойти от общей группы, в которой яйцеклетка делилась во многом таким же образом, как мы наблюдаем ее деление в настоящее время. В качестве формальной гипотезы этот взгляд не встречает серьезных трудностей, поскольку цепочка форм или непрерывная живая субстанция связывает нынешних животных с теми, кто жил в прошлом; и мы можем предположить, что те же факторы, характерные для яйцеклетки предков, все еще присутствуют в яйцеклетках их потомков. Такого рода объяснение не дает нам никаких причинных знаний о том, как делится яйцеклетка, и не исключает возможности появления новых изменений, которые могут полностью изменить форму расщепления. Более того, поскольку мы имеем дело только с вопросом исторической вероятности, мы не можем быть уверены, что один и тот же тип раскола не мог возникнуть совершенно независимо в каждой группе.

Аргумент в пользу того, что стадия гастролы также представляет собой предков, личиночную стадию, может быть принят как отдаленная возможность, но на основании данных, еще гораздо менее удовлетворительных, чем те, которые указывают на сходство расщепления, объясняемое общим происхождением. У нас нет возможности определить, была ли эта гастрала когда-либо взрослой формой, даже с точки зрения вероятности, и даже если бы это можно было сделать правдоподобным, из этого никоим образом не следует, что такая взрослая стадия стала бы эмбриональной стадией более поздних форм. Следовательно, та часть теории зародышевого слоя, которая основывается на такой предполагаемой связи, не может рассматриваться как нечто большее, чем вымысел.

Но даже если допустить, что существует историческая, эмбриональная^[102] связь, ее небольшая важность для научных проблем, связанных с эмбриональным развитием, почкованием и регенерацией, была продемонстрирована рядом недавних открытий, и нигде так четко, как в случаях образования новых особей путем почкования. В качестве примера можно привести метод развития асцидии из яйца, причем с помощью почек. Работа Ковалевского, Делла Валле, Зелигера и Ван Бенедена по процессу почкования асцидий показала, что существуют некоторые расхождения между развитием почек и эмбриональным развитием. Более поздние работы Хьюрта, Оки, Пизона, Саленски, Лефевра и других очень ясно показали, что теория зародышевого слоя неприменима к развитию почек у этой группы. Почка образуется в виде трубки с двойными стенками, или, скорее, трубки внутри трубки, с промежутком между ними. Наружная трубка во всех случаях выходит из эктодермы животного; внутренняя трубка имеет разное происхождение у разных видов. У *perophora*, *didemnum* и *clavellina* внутренняя трубка выходит из энтодермы; у *botryllus* она возникает из эктодермы личиночной перибранхиальной или полости предсердия. У всех этих форм внутренняя трубка дает начало новой глоточной полости зародыша, в то время как эта же самая полость выходит из энтодермы архентерона эмбриона. У зародышевого зародыша перибранхиальное пространство также происходит от внутренней трубки; следовательно, у первого ряда оно энтодермальное, а у ботриллуса - эктодермальное. У яйцеклеточного эмбриона он эктодермальный. В отношении развития нервной системы существуют некоторые расхождения во мнениях. Ряд исследователей обнаружили, что новый мозг возникает из внешней части внутренней или жаберной трубки, которая в большинстве случаев имеет энтодермальное происхождение. Зелигер и Лефевр полагают, что нервная система возникает из мезодермальных клеток, которые лежат между двумя трубками. Тем не менее, оказывается, что в некоторых формах мозг действительно происходит из внутренней трубки, которая также дает начало жаберному мешку. Следовательно, в тех случаях, когда внутренняя трубка является энтодермальной, мозг имеет то же происхождение, а в случае, когда внутренняя трубка эктодермальная, мозг является эктодермальным, но глоточный мешок также имеет эктодермальное происхождение. Очевидно, что нет определенной связи между происхождением этих структур в зародыше и в яйцеклетке-эмбрионе.

Аналогичная трудность встречается у мшанок в отношении развития яйцеклеточного зародыша и зародыша почки.

Брэм, который провел критический анализ теории зародышевого слоя,^[103] обнаружил невозможность дать морфологическое определение зародышевого слоя и принял физиологический критерий. Он считает, что каким бы образом ни возник зародышевый слой, будь то путем складывания, расслаивания и т.д., он существует независимо от метода или места происхождения. Слой является энтодермальным не потому, что он образует внутреннюю стенку гастролы, а потому, что он переходит в пищеварительный тракт. Зародышевые листки разных форм расположены только одинаково, но гомологичны ли они, будет зависеть от других факторов. С этой точки зрения внутренняя трубка почки асцидии, которая дает начало как пищеварительному тракту, так и нервной системе, является просто безразличным слоем до тех пор, пока она не даст начало этим структурам. На его клетки можно смотреть так же безразлично, как и на клетки бластулы. Таким образом, трудность морфолога не решена, но узел разрублен. Для Брэма зародышевые пластинки - удобные термины, поскольку он отвергает любое историческое значение, которое они могут иметь, и именно эту сторону вопроса морфолог попытался проработать. Хотя факты показывают, что зародышевые пластинки не могут обладать какими-либо такими окончательными признаками, какие пытались приписать им эмбриологи, и что Брэм привлек внимание к реальным и важным проблемам, связанным с изучением развития, все же можно признать, не подвергая опасности новую точку зрения, что в связи с зародышевыми пластинками также может возникнуть исторический вопрос, если не в смысле повторения предковой взрослой желудочной оболочки, то в том смысле, что сходство в эмбриональном развитии может в некоторых случаях находить свое историческое объяснение в общем происхождении.

Если в свете этого обсуждения мы обратимся к феномену регенерации, мы снова найдем доказательства того, что теория зародышевого слоя неприменима не во всех случаях. Было отмечено, что в поясничном отделе и в нижних конечностях новая мезодерма происходит от эктодермы, а не от старых мезодермальных тканей. Мезодерма эмбриона у кольчатых червей образуется из одной, а позже и из двух поверхностных клеток бластулы,^[104] которые появляются примерно во время гастрюляции. В настоящее время они не могут быть отнесены к одному слою, а не к другому. Таким образом, нельзя утверждать, что при регенерации мезодерма возникает из слоя, отличного от слоя эмбриона, но и отрицать это нельзя. Наиболее важным моментом в этой связи является то, что новая мезодерма образуется из уже дифференцированной эктодермы, а не из мезодермальных тканей. Однако ясно, что, хотя слизистая оболочка глотки у эмбриона эктодермальная, в регенерированной части она энтодермальная.

Это правда, что эти случаи очень исключительны, и что обычно новые органы возникают из аналогичных органов в старой части тела, но одного установленного исключения достаточно, чтобы показать, что традиционная концепция зародышевых листков может иметь малую ценность, и поскольку сама гипотеза, из которой была сформирована идея о регенерации из определенных зародышевых листков, оказалась недостаточной в других направлениях, настало время искать более надежную опору. Едва ли нужно добавлять, что идея о предполагаемой необходимости возникновения органа из определенного зародышевого слоя настолько лишена всякого значения, что мы вполне можем порадоваться возможности отбросить ее в сторону как наивный взгляд, отживший свое. Кроме того, в связи с экспериментальной работой, которая будет описана в следующей главе, возник ряд новых проблем. Если, как кажется вероятным, вопрос о зародышевых листках будет объединен с гораздо более широким вопросом о происхождении спецификации тканей, мы сможем в будущем с большей пользой направить наше внимание на экспериментальные данные, имеющие отношение к последнему вопросу.

ПРЕДПОЛАГАЕМОЕ ПОВТОРЕНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В РЕГЕНЕРАЦИИ

Утверждалось, что иногда онтогенетические и даже филогенетические процессы повторяются во время регенерации. Фрейсс, например, который отстаивает эту точку зрения, считает, что ей слишком сильно пренебрегали, и обращает внимание на несколько примеров того, что, по его мнению, является показательными примерами. Он считает, что Бюлов прав в своем сравнении метода развития новой ткани на конце хвоста у некоторых рыб и метода гастрюляции и формирования мезодермы у эмбриона. Однако более поздние результаты показали, что в нескольких пунктах наблюдения Бюлова неверны. Превращение эктодермы, которое Бюлов сравнивает с процессом гастрюляции, связано с образованием эктодермального проктодея и несопоставимо с развитием энтодермы у эмбриона.

Гетте также, как мы видели, приводит пример сходства между регенерацией конечностей саламандры и способом их эмбрионального развития. Он находит сходство менее заметным по мере того, как животное становится старше. Сходство, однако, не очень близкое и носит довольно общий характер, и поскольку в обоих случаях одни и те же структуры развиваются из одного и того же вида вещества, неудивительно, что в процессах должно быть некоторое сходство. Это свидетельство уравнивается способом регенерации хвоста у взрослых особей определенных форм и регенерацией хрусталика глаза из радужной оболочки.

Карьер обнаружил, что глаз улиток регенерируется из эктодермы во многом таким же образом, как развивается молодой глаз. Учитывая, что глаз в обоих случаях образуется из эктодермы и что развивается одна и та же структура, не стоит удивляться тому, что у этих двух процессов много общего.

Ошибка, я думаю, заключается не в утверждении, что эти два процесса иногда схожи или даже идентичны, а в постановке вопроса так, как будто регенеративный процесс повторяет эмбриональный метод развития. Если преобладают те же условия, то те же факторы, которые вызывают эмбриональное развитие, могут быть активны в осуществлении регенеративных процессов. На самом деле, мы должны ожидать, что они будут совпадать чаще, чем кажется на первый взгляд, но это может быть связано с тем, что условия у молодых и у взрослых разные.

Утверждалось также, что в некоторых случаях восстанавливается структура, подобная той, которой обладали предки животного. Типичным примером этого процесса является результат Фрица Мюллера по регенерации клешни креветки, *Atypoida protimirum*.^[105] Фрейсс, Вайсманн и другие выдвинули этот случай как показательный. Говорят, что у животного регенерируется коготь, отличный от любого из тех, что имеют типичную форму, и напоминающий коготь другого родственного рода, *Carodina*. Ценность доказательств такого рода не подлежит сомнению. Пшибрам показал на других ракообразных, что при отсечении верхнечелюстной кости структура, отличающаяся по виду, часто регенерирует, но через несколько месяцев типичная структура возвращается. Находим ли мы здесь наследственный орган, который сначала появляется, а затем уступает место своему более современному представителю? Если бы оно *напоминало* верхнечелюстную кость любого другого ракообразного, доказательства, без сомнения, были бы приняты теми, кто принимает доказательства, представленные Мюллером. Что же тогда мы скажем о случае, впервые обнаруженном Хербстом, при котором у некоторых креветок после отрезания глаза регенерируется орган, похожий на антенну? Поскольку эти антенны похожи на те, которыми обладает то же самое животное, должны ли мы предположить, что у него когда-то были антенны вместо глаз?

Стоит привести еще одно сравнение, приведенное Фрейссом, поскольку оно показывает, как далеко может зайти доверчивость. При регенерации хвоста некоторых ящериц пигмент сначала появляется в эктодерме новой части, а затем проникает глубже в слои. Фрейсс нашел на Капри ящерицу, у которой хвост пигментирован на протяжении всей жизни, и хотя он не знал, есть ли пигмент в коже, он предполагает, что эта ящерица представляет собой наследственное состояние, которое повторяется регенерирующими хвостами других форм.

Буленжер ('88) указал, что чешуя на регенерированном хвосте некоторых ящериц имеет расположение, отличное от нормального хвоста, и, более того, новое расположение иногда похоже на то, которое встречается у других видов. Он утверждает, что это показывает, что такие формы связаны, даже там, где нет никаких доказательств их связи. О том, что состояние нового хвоста может отличаться от состояния нормального, свидетельствует отсутствие позвоночного столба и т.д.; следовательно, неудивительно, что чешуя также должна иметь новое расположение, но факты, я думаю, не показывают, что между рассматриваемыми формами должна быть какая-либо генетическая связь. Можно допустить, что условия в новом хвосте могут быть такими же, как у предковой формы, но это сильно отличается от предположения, что результаты показывают, что генетическое родство действительно существует. Главный момент заключается в том, что, даже если результаты должны быть почти идентичными, вывод о том, что родовые признаки появились вновь, может ввести в заблуждение.

В некоторых случаях на ноге саламандры может регенерироваться лишний палец, и это тоже интерпретировалось как возвращение к наследственному состоянию. Но Торнье показал, как уже говорилось, что несколько дополнительных пальцев или даже целая дополнительная рука могут образоваться в результате ранения ноги определенными способами, и их тоже следовало бы интерпретировать как наследственные, если гипотеза логически обоснована. Кинг показал, что одна или несколько дополнительных рук могут образоваться у морской звезды путем деления между уже имеющимися руками, и если мы примем доказательства такого рода как имеющие какую-либо ценность для интерпретации линий происхождения, мы должны заключить, что [\[106\]](#) что у предков морской звезды было шесть, семь или более рук в зависимости от количества, которое может быть получено искусственно, и т.д. Следовательно, до тех пор, пока не появятся дальнейшие доказательства более убедительного характера, мы можем, я думаю, смело отказываться принимать известные на данный момент результаты как имеющие какую-либо ценность для интерпретации взаимоотношений или происхождения животных.

ГЛАВА XI

РЕГЕНЕРАЦИЯ ЯЙЦЕКЛЕТКИ И ЭМБРИОНА

Не только взрослые организмы обладают способностью к регенерации, но и эмбрионы и личиночные формы обладают такой же способностью, и даже части сегментирующегося, а также несегментированного яйца могут быть способны не только продолжать свое развитие, но и во многих случаях производить целые организмы. Геккель наблюдал в 1869-1870 годах, что кусочки реснитчатых личинок некоторых медуз и даже кусочки сегментированного яйца могут производить целые организмы. Однако более поздние эксперименты Пфлюгера (83-й год) и Ру (83-й год) с яйцеклеткой лягушки знаменуют начало новой эпохи в эмбриологических исследованиях. Объяснение этому, я думаю, следует искать не только во внедрении экспериментальных методов, но и в том факте, что Пфлюгер и Ру осознали важные теоретические вопросы, связанные с их результатами.

Эксперименты Пфлюгера были проведены путем изменения условий, при которых развивается яйцеклетка, чтобы определить, какие факторы контролируют это развитие. Поскольку эти эксперименты проводились с целыми яйцами, проблемы регенерации не были напрямую связаны с его результатами, хотя его выводы имеют большое значение в связи с вопросами, касающимися регенерации яйца. Часть работ Ру была непосредственно связана с развитием нового организма из кусочка яйцеклетки или эмбриона. Главное открытие Ру^[107] ('88) заключалось в том, что полуэмбрион развивается из любого из первых двух бластомеров яйцеклетки лягушки, если другой бластомер был поврежден или разрушен, но впоследствии недостающая половина эмбриона "постгенерируется". К этому эксперименту Ру привело его открытие, что плоскость первого расщепления яйцеклетки очень часто соответствует срединной плоскости тела эмбриона.^[108] Это соотношение предполагало, что между этими двумя явлениями может существовать некоторая причинно-следственная связь в том смысле, что первая плоскость расщепления разделяет материал для правой стороны тела от материала для левой стороны. В описательном смысле это было бы, конечно, верно, если бы два плана действительно соответствовали, и если бы позже не произошло смещения материала по средней линии, но являются ли эти два явления причинно связанными или просто вызваны совпадением, можно было бы определить только дальнейшим экспериментом. Сами наблюдения не вызывают сомнений, поскольку две плоскости не всегда совпадают и могут быть даже разнесены на девяносто градусов. Ру считал, что эти случаи дивергенции вызваны ненаблюдаемым смещением развивающегося эмбриона, но маловероятно, что все случаи можно объяснить таким образом.

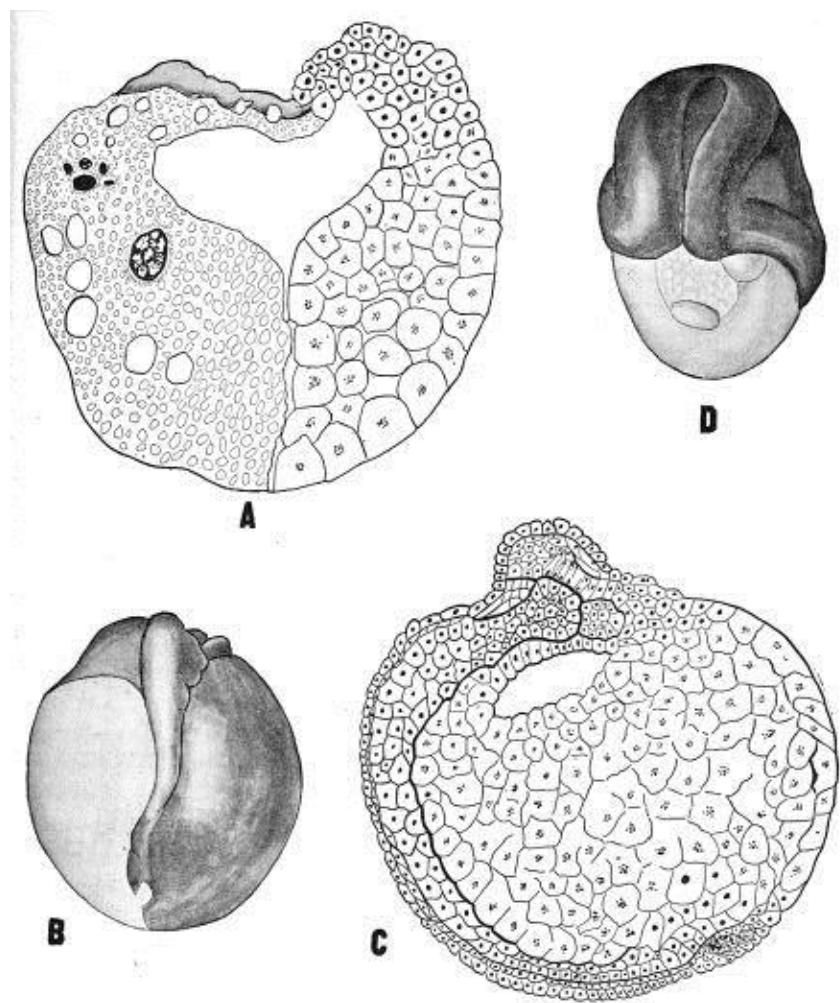


Рис. 61.—По Ру. А. Разрез полубластулы яйцеклетки лягушки. В. Полуэмбрион. С. Поперечный разрез последнего (перевернутый вправо и влево на В и С). D. Передний полуэмбрион.

Ру провел свой эксперимент, вонзив раскаленную иглу в один из первых двух бластомеров, так что он был поврежден до такой степени, что его развитие было предотвращено. Ту же самую иглу, без повторного нагрева, использовали для одного или двух других яиц, поскольку, если бы игла была настолько горячей в первом случае, что оба бластомера были повреждены нагревом, этого могло бы не произойти во втором или третьем яйце. Было обнаружено, что среди яйцеклеток, прооперированных таким образом, некоторые были повреждены настолько сильно, что ни один бластомер не развивался, другие были повреждены настолько слабо, что развились оба бластомера, но при успешных операциях неповрежденный бластомер развивался, в то время как поврежденный - нет. В последнем случае неповрежденный бластомер разделился и произвел большое количество клеток. В верхней части полушария имелась полость сегментации (рис. 61, А). Поврежденная половина оставалась в контакте с другой, завершая сферу, но она не разделилась. Полуэмбрион развивался из неповрежденной половины, как показано на рис. 61, В, С. Этот эмбрион имеет полудемонарную складку вдоль стороны, соприкасающейся с поврежденной половиной. На переднем конце имеется несколько больше половины головки, а на заднем конце - полубластопор. Поперечные срезы^[109] (рис. 61, С) эмбриона показывают, что под полудолбовидной складкой присутствует палочковидная нотохорда, которая, по-видимому, состоит из меньшего количества клеток, чем нормальная нотохорда, но в поперечном сечении имеет круглую, а не половинчатую форму. Сбоку присутствует мезодерма, как у нормального эмбриона, и в ней образовались характерные мезобластные сомиты. Архентерон формируется у полуэмбриона, и, поскольку он меньше нормального, его, возможно, можно назвать полуархентероном. Таким образом, эмбрион в большинстве отношений представляет собой

полуструктуру. Головка, однако, представляет собой почти целую головку, но происходит ли это из-за того, что целая головка развивается из материала, полностью полученного из одного из двух бластомеров, или, как предполагает Ру, часть материала поврежденного бластомера была переработана, *то есть* “постгенерирована”, остается, я думаю, открытым вопросом.

Результаты этого эксперимента, по-видимому, подтверждают гипотезу Ру о том, что материал каждого из первых двух бластомеров такого типа, что дает начало половине эмбриона, и, если это так, то существует некоторая вероятность того, что существует причинно-следственная связь между первым расщеплением и отделением частей эмбриона. Фактически, Ру пришел к такому выводу и даже попытался показать, как достигается такое качественное разделение. Однако не следует упускать из виду, что этот вывод выходит за законные рамки дедукции из результатов, поскольку происходит половинное развитие, в то время как поврежденная половина сохраняет свою связь с развивающейся половиной, а первая все еще остается живой. С другой стороны, наличие поврежденной половины делает эксперимент более подходящим для демонстрации того, что каждый из первых бластомеров дает начало, при нормальных обстоятельствах, половине эмбриона. Если бы одна половина была удалена, мы можем предвидеть, что ее отсутствие могло бы привести к другим осложнениям, которые повлияли бы на результат.

Я думаю, что наиболее важным результатом этого эксперимента является демонстрация того, что полуструктура может развиваться сама по себе, *т.е.* Что части яйца обладают определенной независимой способностью к развитию.

Ру также попытался показать, что если после завершения второго расщепления два бластомера, которые лежат на противоположных сторонах плоскости первого расщепления, убить горячей иглой, то из оставшихся двух образуется либо передняя, либо задняя половина эмбриона. Эмбрион, полученный из двух “передних” бластомеров, представлен на [рис. 61, D](#). Передняя половина тела присутствует. Сзади полуэмбрион упирается в поврежденную половину. Я думаю, возможно, что этот эмбрион может представлять переднюю половину целого эмбриона половинного размера, которому масса поврежденного материала неразвитого бластомера не позволила закрыться кзади. Ру не определил положительно, могут ли два “задних” бластомера дать начало задним полуэмбрионам; по его мнению, один эмбрион, по-видимому, подтверждает эту интерпретацию. Эта часть работы Ру, как мне кажется, не столь удовлетворительна, как часть, касающаяся первых двух бластомеров, и мы можем пока оставить ее за рамками обсуждения и рассмотреть только результат первого эксперимента, в котором был поврежден один из первых двух бластомеров. Поскольку проблемы, связанные с этими двумя случаями, по сути, одинаковы, при рассмотрении только первого случая ничего не будет потеряно.

Неповрежденный бластомер сначала дает начало полуэмбриону. После того, как это было сделано, происходят другие изменения, которые, согласно Ру, “реорганизуют” материал поврежденной половины таким образом, что недостающая половина эмбриона формируется в результате процесса, который Ру называет “постгенерацией”. Этот процесс может быть изучен только с помощью разрезания эмбрионов, и поскольку яйцеклетки могут быть повреждены в разной степени, должна быть некоторая неопределенность в определении последовательности событий. Обнаружено, что желток поврежденного бластомера местами вакуолизирован, и что протоплазма на пути иглы была убита ([рис. 61, A](#)). В протоплазме обнаружены нерегулярные фрагменты хроматина, которые, по-видимому, образуются в результате нерегулярного распада ядра.

Изменения, которые приводят к реорганизации поврежденной половины, могут происходить в разное время в разных яйцеклетках. Ру описывает три вида феномена реорганизации. Первый включает образование новых клеток в поврежденной половине. Ядра, окруженные мелкозернистой протоплазмой, появляются в протоплазме поврежденного бластомера. Эти ядра возникают из двух источников: частично из рассеянного хроматина самого поврежденного бластомера, а частично из ядер или из клеток без стенок, которые эмигрировали из развивающейся

половины. Вокруг этих ядер, как центров, протоплазма (с содержащимся в ней желтком) поврежденной половины распадается на клетки. Такое клетление желтка может происходить в разных яйцеклетках в разное время. В некоторых случаях это может проявиться не так поздно, как на стадии гаструлы неповрежденной половины; в других случаях это может произойти во время сегментации неповрежденной половины.^[110] Образование клеток в поврежденной половине всегда начинается вблизи развивающейся половины и оттуда распространяется на поврежденные части. Новые клетки имеют разный размер, но больше, чем у неповрежденной половины.

Образование клеток в желтке происходит только в наименее поврежденных участках протоплазмы. Там, где протоплазма и желток были сильно повреждены, их заменяют вторым методом реорганизации. Эта часть бластомера либо фактически поглощается блуждающими клетками, либо медленно изменяется под влиянием соседних клеток, так что становится частью этих клеток.

Поверхность поврежденной половины покрыта эктодермой, которая растет непосредственно из развивающейся половины (третий метод реорганизации), — по крайней мере, это происходит там, где протоплазма сильно повреждена. В других частях поврежденной половины новые клетки, которые появились в этой части и которые лежат на поверхности, становятся новой эктодермой.

Постгенерация теперь начинается в реорганизованной и клеточной половине; клетки превращаются в различные слои и органы, которые образуют новый полуэмбрион. Иногда бывает достаточно нескольких часов или ночи, чтобы превратить полуэмбрион в цельный эмбрион. Новая полудемонарная складка развивается из новой эктодермы в дополнение к уже имеющейся половине. Сбоку появляется мезобласт. Его верхняя часть, по-видимому, происходит из неповрежденной мезодермы, которая переросла на другую сторону, но к свободному краю она дополнена клетками, принадлежащими к недавно образовавшейся части. Новая дифференцировка происходит, как правило, в дорсо-вентральном направлении. Отсутствующая половина архентерона возникает в связи с половиной архентерона, уже присутствующей в полуэмбрионе. Желточные клетки располагаются радиально, и в постгенерированной части появляется расщепление, отходящее от архентерона полуэмбриона. Раскол открывается, и появляется новый полуархентерон. В целом, утверждает Ру, последующее образование органов поврежденной половины происходит из уже дифференцированных зародышевых слоев полуэмбриона. Последующее зарождение начинается там, где открытые поверхности зародышевых слоев полуэмбриона соприкасаются с недавно заросшими клетками участками поврежденной половины.

Труднее всего объяснить эти постгенеративные изменения, поскольку новая часть имеет, согласно Ру, двойное и даже тройное происхождение. Кусочки старого ядра, допускает он, могут принимать участие в образовании новых клеток; блуждающие клетки мигрируют из желточной массы старой половины в новую, а клетки сформированных зародышевых листков могут быть перенесены на другую сторону. Поскольку определенная доля, и, возможно, большая, новых клеток происходит из полуэмбриона, ясно, что в дополнение к способности к самодифференцировке, проявляемой неповрежденным бластомором, мы также должны приписывать ему определенные *регенеративные* способности, по крайней мере, в той степени, в какой каждый вид клеток, происходящий от него, может давать начало клеткам, подобным ему, в поврежденной половине и создавать аналогичные структуры в другой половине.

Следовательно, если, как предполагает Ру, развитие яйцеклетки состоит в упорядоченной качественной серии изменений, которые приводят к последующей дифференцировке, мы должны также предположить, что новые части наделены скрытыми способностями, благодаря которым они могут воссоздавать все части другой половины. Ру фактически предполагает, что каждая клетка несет в себе своего рода резервную плазму, которая находится в состоянии покоя при обычном развитии, но пробуждается при любом нарушении нормального развития. Против этой вспомогательной гипотезы были выдвинуты возражения, поскольку добавление ее к первоначальному предположению о серии качественных изменений влечет за собой такие

сложности, что эту точку зрения вряд ли можно считать вероятной. Это возражение, я думаю, не столь убедительно, как полагают некоторые критики, поскольку факты развития, вне всякого сомнения, показывают, что, хотя яйцеклетка обладает способностью к прогрессивным изменениям, она также, как показывают определенные эксперименты, обладает способностью к реорганизации, если обычный ход событий прерывается. Это признание ни в коей мере не возвращает нас к гипотезе Ру, поскольку, как будет показано ниже, иная концепция развития может лучше объяснить оба явления.

Поскольку в отношении процесса постгенерации, описанного Ру, было проведено много дискуссий, следует отметить, что Эндрес и Уолтер повторно проанализировали этот процесс и обнаружили, как и Ру, что реорганизующиеся клетки мигрируют с неповрежденной стороны на поврежденную, а вокруг них протоплазма этой стороны образует новые клетки. Они обнаружили, что поврежденная половина непосредственно зарастает эктодермой развивающейся половины. Когда материал поврежденного бластомера реорганизуется лишь частично, после постгенерации образуется эмбрион с выступом желтка в дорсальной части тела. Когда поврежденный материал полностью обработан, может получиться идеально сформированный эмбрион. Типичные полуэмбрионы, полученные Ру, были также получены Эндресом и Уолтером. Они отрицают, что целые эмбрионы развиваются из одного из первых двух бластомеров, как утверждает Хертвиг.

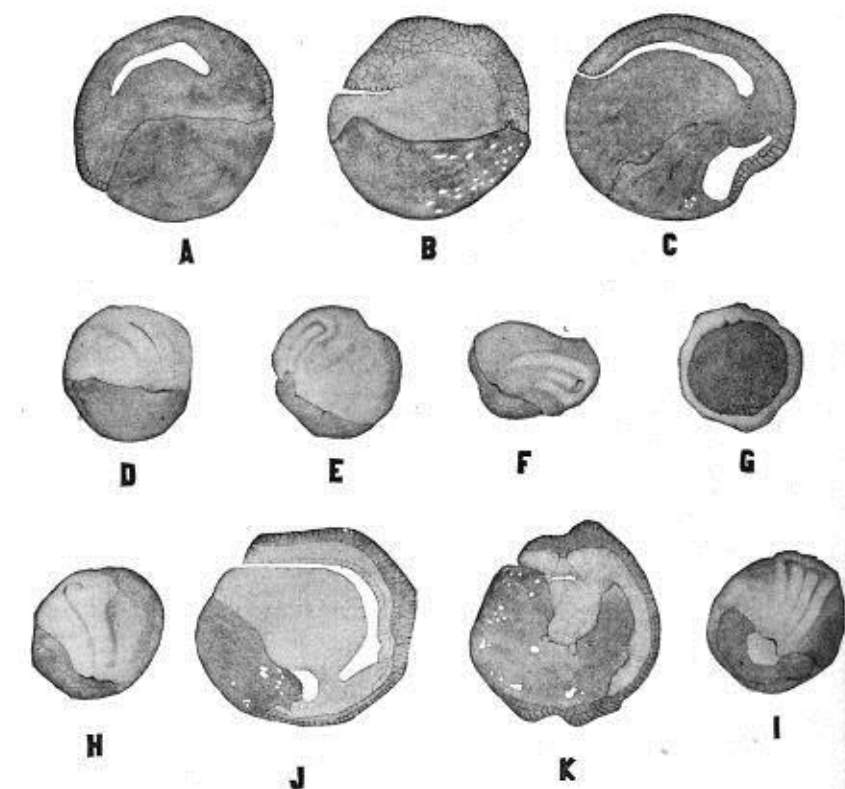


РИС. 62.— После О. Hertwig. А. Разрез яйцеклетки лягушки (стадия бластулы), в котором погиб один бластомер. В. То же самое. Стадия гастролы. С. Более поздняя стадия гастролы. D, E. Вид эмбрионов с поверхности одного из первых двух бластомеров. F. Такой же, как последний (E). Вид со спины. G. Вид с брюшка последнего. H. Вид со спины другого эмбриона, лежащего в очень эксцентричном положении. I. Поздняя стадия эмбриона из одного бластомера. Другой поврежденный бластомер почти закрыт. J. Разрез через стадию гастролы эмбриона от одного из первых двух бластомеров. K. Поперечный разрез эмбриона показан на F и G.

Хертвиг повторил эксперимент Ру и получил результаты, совершенно отличные от результатов Ру. Он повредил один из первых двух бластомеров яйцеклетки лягушки горячей иглой или с помощью гальванического тока. Хертвиг утверждает, что после операции яйцеклетка поворачивается так, что неповрежденная часть оказывается самой верхней. Он считает, что это связано с появлением бластулы или полости гастролы в развивающейся части. Полость

сегментации обнаруживается во многих случаях в окружении клеток сегментирующей половины (рис. 62, A), но в других случаях на границе между новой и старой частями. В других случаях полость может располагаться эксцентрично, а в некоторых случаях дно полости может быть ограничено желточным веществом поврежденной половины. В верхней, неповрежденной части появляется эмбрион, хотя, согласно Хертвигу, это не полуэмбрион, а целый эмбрион или, по крайней мере, один из приближающихся к этому состоянию (рис. 62, D, E, F, G, H). Он короче, чем у нормального эмбриона, и его задний конец неполный. Когда эти эмбрионы разрезают на срезы, обнаруживается, что развившаяся часть соответствует спинной части нормального эмбриона, но вентральная часть непрерывна с желточным веществом поврежденной половины (рис. 62, B, C, J, K). Хертвиг интерпретирует эти эмбрионы как формы, у которых желточная часть развивающейся половины вместе со всем поврежденным бластомером представляет собой желточную массу, которая еще не была закрыта краем развивающейся части.

Почти у всех эмбрионов, описанных Хертвигом, костномозговые складки расположены эксцентрично на развивающейся половине (рис. 62, D, F, K), и в некоторых случаях они могут отстоять так далеко в сторону, что расположены почти у края; а меньшее развитие одной из складок делает эмбрион похожим на полуэмбрионы, полученные Ру. На самом деле, один эмбрион, по-видимому, был настоящим полуэмбрионом.

Хертвиг приписывает эксцентричное положение эмбриона эксцентричному положению бластопоры на более ранней стадии, но он не пытается объяснить эксцентричность последней.

В этой связи важно обнаружить, что Хертвиг получила другие эмбрионы, у которых обнаружено состояние “расщелины позвоночника”. У них наблюдается обнажение желтка по средней спинной линии между половинками костномозговых складок. Другие эмбрионы в той же серии экспериментов были лишь слегка повреждены и развивались почти нормально. В этих случаях, считает Хертвиг, застрявший бластомер был лишь слегка поврежден и частично развился. Я также часто наблюдал в этом эксперименте, что поврежденный бластомер может сегментироваться и добавлять клетки к развивающейся половине, но в таких случаях развитие поврежденной половины может быть менее регулярным, чем у неповрежденной половины. Мне не кажется невероятным, что у нескольких эмбрионов, описанных Хертвиг, оба бластомера принимали участие в развитии. Основные моменты различия между результатами Ру и Хертвига, однако, не могут быть объяснены таким образом, и объяснение следует искать в другом направлении.

Хертвиг подчеркивает точку зрения, что поврежденный бластомер не мертв, но оказывает влияние на другую половину — влияние того же рода, что и желток меробластической яйцеклетки на протоплазматическую часть яйцеклетки, из которой возникает эмбрион. Он осмелился предсказать, что если бы поврежденную желточную массу можно было полностью удалить, то из неповрежденного бластомера получился бы нормальный эмбрион без дефектов, похожий на нормальный эмбрион во всех отношениях, за исключением размера. ^[111]

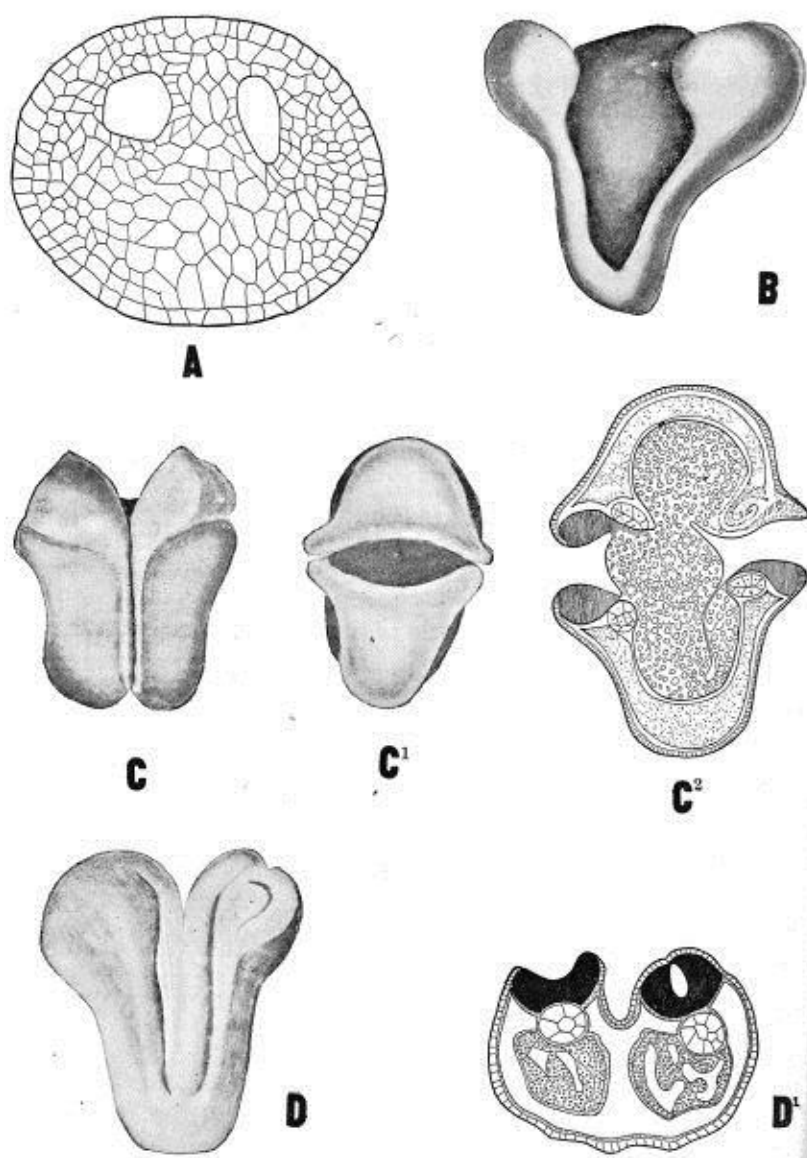


Рис. 63.—А. В честь Ветцеля. Срез через яйцеклетку (стадия бластулы), перевернутый на двухклеточной стадии. Б. После Шульце. Двойной эмбрион, из перевернутой двухклеточной стадии, соединенный вентрально. С, С1. Два вида другого двойного эмбриона (соединенного дорсально). С2. Поперечный разрез через последнюю. D. После Ветцеля. Двойной эмбрион, соединенный с боков. D1. Сечение через то же самое.

Ру интерпретирует результаты Хертвига как результат внезапного частичного последующего образования части поврежденной половины яйцеклетки. Он думает, что сначала развился полуэмбрион, а затем к нему была быстро добавлена часть недостающей стороны. Однако этот ответ не соответствует описанию Хертвига метода развития эмбрионов. Более поздняя работа, однако, позволила нам дать более удовлетворительный отчет о различиях между результатами Ру и Хертвига. Мне показалось, что два вида эмбрионов могут быть связаны с разным положением яйцеклеток после операции. Шульце ('94) показал, что если нормальную яйцеклетку на стадии двухклеточного развития перевернуть вверх дном и удерживать в таком положении, из яйцеклетки развиваются два эмбриона (рис. 63, В, С, D). Эти эмбрионы объединены различными способами и, предположительно, возникают по одному из первых двух бластомеров. Эти результаты были подтверждены Ветцелем, который более подробно исследовал раннее развитие эмбрионов-близнецов. Он с большой долей вероятности показал, что протоплазма вращается в каждом бластомере, так что во многих случаях более светлая часть течет или начинает течь к верхнему полушарию яйцеклетки. Таким образом, сходные протоплазматические участки двух бластомеров могут разделяться, и при таких обстоятельствах каждый бластомер дает начало целому эмбриону.

Поперечный разрез одной из стадий сегментации одного из этих яиц показан на [рис. 63, А](#). Самые маленькие клетки находятся на внешней стороне каждой половинки, а две полости для сегментации расположены по одной в верхней области каждого полушария. Некоторые из различных видов эмбрионов, развивающихся из перевернутых яйцеклеток, показаны на [рис. 63, В, С, D](#). Они объединены на [рис. 63, В](#) своими вентральными поверхностями, а на [рис. 63, С, C1, C2](#) своими спинными поверхностями и на [рис. 63, D, D1](#) по бокам. Эти различия, вероятно, объясняются различными способами вращения протоплазмы первых двух бластомеров перед делением яйцеклетки.

Рассмотрение этих результатов привело меня к проведению следующего эксперимента на яйцеклетках, оперированных по методу Ру. После приклеивания одного из первых двух бластомеров часть яйцеклеток помещали так, чтобы неповрежденный бластомер сохранял свое нормальное положение, *т.е.* черной полусферой вверх. Другие яйца были перевернуты так, чтобы большая или меньшая часть белого полушария была направлена вверх. Из двух видов яиц были получены два вида эмбрионов. У яйцеклеток с черной полусферой вверх эмбрион был наполовину эмбрионом, подобным описанному Ру, в то время как из яиц с белой полусферой вверх развились эмбрионы, которые во многих отношениях были целыми эмбрионами половинного размера.^[112] Объяснение этого различия будет очевидно из того, что было сказано. Когда *черная* полусфера находится сверху, содержимое неповрежденного бластомера остается таким же, как в нормальной яйцеклетке, и получается полуэмбрион. Когда *белое* полушарие находится самое верхнее, содержимое неповрежденного бластомера вращается, так что оно обычно меняет свое отношение к протоплазме в другой поврежденной половине, и развивается целый эмбрион, как в эксперименте Шульце. В одном случае я получил полуэмбрион из перевернутой яйцеклетки. Результат, по-видимому, был получен не из-за отсутствия вращения протоплазмы, поскольку мозговые складки были белыми, что указывало на то, что протоплазма, должно быть, изменила свое положение. Возможно, этот результат можно объяснить тем, что протоплазма вращается в каждом бластомере вдоль линии между половинками, так что она все еще сохраняет то же соотношение, что и на нормальной двухклеточной стадии.

Целые эмбрионы половинного размера обычно несовершенны в определенных отношениях из-за их соединения с другой половиной. Они во всех важных чертах напоминают эмбрионы, описанные Хертвиг, и я не вижу оснований интерпретировать их как эмбрионы меробластического типа, а скорее как целые эмбрионы половинного размера, развитие которых кзади и вентрально было задержано или нарушено присутствием другого бластомера.

Разделить первые два бластомера яйцеклетки лягушки оказалось невозможным, поскольку при удалении одного другой разрушается. У саламандры, способ развития которой аналогичен способу развития лягушки,^[113] удалось разделить первые два бластомера. Герлицка, которая проводила этот эксперимент, обнаружила, что каждый бластомер дает начало идеальному, цельному эмбриону половинного размера. Я думаю, мы не можем сомневаться в том, что такая же способность производить целый эмбрион присутствует и в каждом из первых двух бластомеров яйцеклетки лягушки. Когда они остаются в контакте в своем нормальном отношении друг к другу, каждый производит только половину; когда аналогичные участки двух бластомеров разделяются, каждый производит целый эмбрион. Таким образом, мы видим, что какими бы ни были факторы, определяющие развитие отдельного эмбриона из яйцеклетки, все же каждая половинка, а возможно, и каждая четвертая также, обладает способностью произвести на свет целый эмбрион.

В более поздних статьях Ру заявил, что он также, даже в своих более ранних экспериментах, обнаружил другие виды эмбрионов, отличные от описанных им полуэмбрионов. Некоторые из них были целыми эмбрионами, которые развились из неповрежденного бластомера, при этом поврежденный бластомер не принимал никакого участия или принимал лишь очень малую долю в их формировании. Он утверждает, что обнаружил все стадии между теми эмбрионами, которые израсходовали весь желточный материал поврежденной стороны (хотя и сгенерированный позже),

и теми, которые не использовали никакой его части. Последний вид эмбриона он не признает цельным эмбрионом половинного размера в том смысле, что отдельный бластомер развился непосредственно в цельный эмбрион меньшего размера, но он считает, что сначала должна была сформироваться наполовину бластула, наполовину гаструла, наполовину эмбрион, и что последняя стадия завершилась латерально без использования какого-либо материала из поврежденной половины. То, что неповрежденный бластомер может сначала разделиться пополам, не является невероятным, но то, что целые эмбрионы образуются только за счет образования нового материала сбоку от полуэмбриона, я думаю, вряд ли возможно, поскольку результаты Шульце, Ветцеля, Хертвига и меня показывают, что целый эмбрион может развиваться *непосредственно* из материала одного бластомера.

Шпеманн (1900) провел несколько новых экспериментов с яйцами тритона и показал, как другим способом могут быть получены двойные структуры. Если лигатура свободно обвязана вокруг яйцеклетки при первом расщеплении точно вдоль плоскости деления между первыми двумя бластомерами, позже будет обнаружено, что длинная ось единственного эмбриона в подавляющем большинстве случаев проходит поперек лигатуры, и только в небольшом проценте случаев срединная плоскость совпадает с плоскостью лигатуры и, следовательно, с первой плоскостью расщепления.

Если одной из последних яйцеклеток дать развиваться до стадии бластулы, а затем лигатура затягивается сильнее, так что бластула полностью сужается, из каждой половины развивается по эмбриону.

Если одному из бывших яйцеклеток дать развиваться до стадии, когда костномозговая пластинка опущена, но еще не отделена резко, и затем затянуть лигатуру, то из передней части сформируется нормальная головка (плоскость сужения проходит поперек костномозговой пластинки) с глазами, носовыми ямками, ушами и кусочком хорды, а из задней части на ее переднем конце сформируется еще одна новая головка сразу за лигатурой. Ушные пузырьки развиваются в этой части на типичном расстоянии от переднего конца. Развивающийся мозг имеет типичное шейное искривление, а на переднем конце появляются провалы в глазах. Хорда, которая сначала простиралась до переднего конца этой области, частично рассасывается.

Если лигатура затягивается туже на более позднем этапе, когда, например, костномозговая пластинка хорошо видна, но все еще широко открыта, получается другой результат. Задняя часть больше не формирует новую головку на своем переднем конце, а развивается в те структуры, которые она сформировала бы в норме. В некоторых случаях было обнаружено, что область, из которой развивается ухо, была пережата надвое, и в результате перед сужением появляется небольшой пузырь, а другой - за ним.

В тех случаях, когда лигатура лежит в срединной плоскости эмбриона, обнаруживается, что образуется двойной передний конец. По мере развития эмбриона он имеет тенденцию к удлинению, и, как следствие, материал выталкивается вперед с каждой стороны лигатуры. В результате получается двойная головка. Степень удвоения зависит от глубины стягивания между половинками. В самых крайних случаях формируются две полноценные головы с внутренней носовой ямкой, глазом и ухом на каждой голове, а также нормальными наружными. Результаты показывают, что даже такие сложные структуры, как глаза, уши и т.д., могут возникать в тех частях тела, где они никогда не появляются в нормальных условиях.

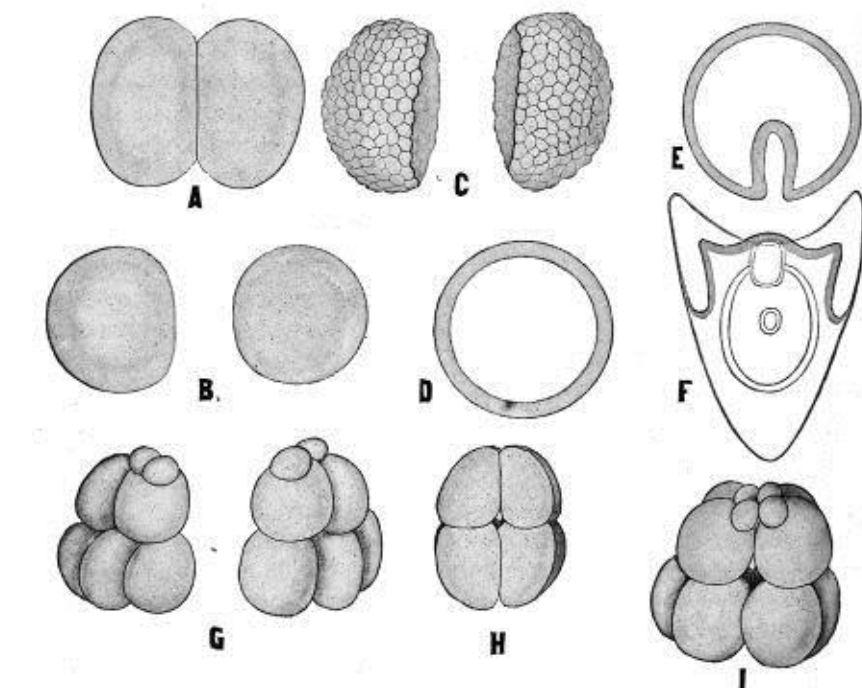


Рис. 64.—Яйцо и эмбрион морского ежа. А. Двухклеточная стадия. В. То же самое, с разделенными бластомерами. Г. Две стадии по пол-шестнадцати клеток. С. Стадии открытой полубластулы. D. Одна из последних, более поздних стадий, закрытая бластула половинного размера. Е. Гастрюла половинного размера. F. Цельный плутеус половинного размера. H. Пол-шестнадцати клеток, делящихся в том же способ как целое яйцо (восьмиклеточное). I. Цельное яйцо на стадии шестнадцати клеток.

Серия экспериментов, проведенных на яйцах морских ежей, привела к не менее важным результатам. Самые ранние эксперименты принадлежат О. и Р. Хертвиг, которые, помимо изучения влияния различных лекарств на развивающуюся яйцеклетку, обнаружили, что фрагменты яиц морских ежей, полученные путем сильного встряхивания яиц в маленьком флаконе, могут дать начало маленьким целым эмбрионам, если в них содержится ядро. В 1889 году Бовери сделал важное открытие: если в неядерный фрагмент яйцеклетки морского ежа попадает единственный сперматозоид, то фрагмент развивается в целый эмбрион, размер которого соответствует размеру самого фрагмента. Фидлер в 1891 году разделил первые два бластомера с помощью ножа и обнаружил, что изолированный бластомер делится пополам, но ему не удалось получить эмбрионы из половинок. Начиная с 1891 года, Дриш провел множество экспериментов с яйцами и эмбрионами морского ежа. Он разделил первые два бластомера ('91) с помощью метода Хертвига встряхивания яиц и изучил развитие изолированных бластомеров. Он обнаружил, что расщепление было строго половинчатым, а не как у целого яйца. Обычное яйцо делится на две, четыре и восемь равных частей. При следующем делении четыре клетки делятся очень неравномерно, образуя четыре очень маленькие клетки, микромеры, на одном полюсе. Четыре клетки другого полушария делятся поровну (рис. 64, I). Выделенный бластомер делится сначала на две равные части, затем снова на равные части. При следующем делении две клетки производят микромеры, а две делятся поровну (рис. 64, G). Это именно то, что происходит при этом делении в каждой половине, если бластомеры не разделены. На более поздних стадиях формируется полусфера, эквивалентная половине нормальной сферы (рис. 64, C). Открытая сторона соответствует стороне, на которой половинка была бы соединена с другой половинкой. Таким образом, до этого момента образовались наполовину расщепление и наполовину бластула.^[114]

На более поздних стадиях открытые полубластулы смыкаются, образуя целую сферу, которая становится идеально симметричной (рис. 64, D). Симметричная гастрюла развивается (рис. 64, E) путем инвагинации трубки на одном полюсе, и формируется симметричный эмбрион (рис. 64, F), который напоминает нормальный эмбрион, за исключением размера.

Дриш также обнаружил, что из взбитых яйцеклеток возникает несколько эмбрионов-близнецов. Они возникают из яйцеклеток, бластомеры которых были нарушены или сдвинуты, так что из каждой получается маленький цельный эмбрион, причем два эмбриона соединены друг с другом различными способами.

Во второй статье, опубликованной в следующем году, Дриш расширил свои эксперименты и попытался выяснить, насколько далеко простирается “независимость” бластомеров; *т.е.* он попытался выяснить, все ли бластомеры, образующиеся в результате расщепления, одинаковы. Когда одну из первых четырех клеток отделяют от своих собратьев встряхиванием, она продолжает делиться, в большинстве случаев на четверть, и позже образует небольшую сферическую бластулу. Многие из этих бластул, хотя и кажутся здоровыми, никогда не развиваются дальше, хотя они могут оставаться живыми в течение нескольких дней. В одном эксперименте только восемь из двадцати шести достигли стадии плутеуса с типичным пищеварительным трактом и скелетом.

Из этих экспериментов Дриш сделал важный вывод, что расщепляющиеся клетки или бластомеры яйцеклетки морского ежа эквивалентны в том смысле, что при их замене все равно получился бы нормальный эмбрион. Несколько похожая точка зрения выражена в изречении о том, что положение бластомера по отношению к другим определяет, какую часть он произведет, если изменить его положение, это даст начало другой части и т.д., Или, выражаясь более кратко, предполагаемая ценность бластомера зависит от его положения.^[115] Дриш расширил эти эксперименты еще больше в 1893 году. Его целью было разделить различные группы клеток на стадии шестнадцати клеток, чтобы увидеть, могут ли клетки вокруг полюса микромира (или “животного полюса”), если их отделить от клеток противоположного (или “вегетативного полюса”), образовать целый эмбрион и т.д. Яйцеклеткам, оболочки которых были удалены встряхиванием сразу после оплодотворения, давали нормально развиваться до стадии шестнадцати клеток, а затем разламывали на кусочки. Среди групп клеток, которые присутствовали, были выбраны те, которые содержали микромеры. Было обнаружено, что они дают начало целым эмбрионам. Чтобы получить клетки, принадлежащие к вегетативному полушарию, бластомеры разделяли на восьмиклеточной стадии, и выделяли те группы клеток, которые при более поздних делениях не производили микромеры. Из них также развиваются целые эмбрионы. Результаты показывают, что клетки обоих полушарий способны производить целые эмбрионы и что на стадии шестнадцати клеток различные части яйцеклетки все еще способны производить все части эмбриона. Важно отметить, что результаты эксперимента не показывают, что при нормальном развитии без нарушений какая-либо часть яйцеклетки может стать любой частью эмбриона, поскольку весьма вероятно, что определенная область яйцеклетки всегда может произвести определенную часть эмбриона. Однако результаты показывают, что, даже если это правда, любая клетка способна продуцировать любую или все части эмбриона, если изменить нормальные условия.

В связи с этими экспериментами Дриш обсудил факторы, определяющие осевое расположение эмбриона. Если все клетки обладают способностью производить все части, что определяет при нормальном развитии, а также при развитии части целого, осевые соотношения эмбриона? Дриш предположил, что яйцеклетка имеет полярную структуру и что одна и та же полярность обнаруживается во всех частях протоплазмы. Вокруг этой первичной оси все части одинаковы или изотропны.^[116] Происхождение мезенхимы и положение архентерона, которые развиваются на одном полюсе, определяются полярностью протоплазмы. Плоскость двусторонней симметрии может располагаться в любой из всех возможных радиальных плоскостей вокруг основной оси. Выбор того или иного вида происходит из-за какого-то случайного различия в структуре протоплазмы или из-за какого-то внешнего фактора. В более поздних работах Дриш изменил эту точку зрения и предположил, что наряду с первичной полярностью в протоплазме также существует двусторонняя структура.

Уилсон (93) изучал развитие изолированных бластомеров *amphioxus* и обнаружил, что это согласуется во всех существенных отношениях со способом развития бластомеров морского ежа. Изолированные бластомеры двухклеточной и четырехклеточной стадий дают целые эмбрионы, но бластомеры восьмиклеточной стадии развиваются только до бластулы. Сегмент бластомера после отделения в большинстве случаев делится не как часть, а как целое яйцо, хотя расщепление одной восьмой бластомера лишь приближается к расщеплению всего яйца, но никогда не бывает идентичным ему. Не полностью разделенные бластомеры дают начало близнецам, тройняшкам и т.д. Уилсон согласился с концепцией Хертвига-Дриша о ценности ранних бластомеров и принял точку зрения, что судьба каждого из них зависит от его положения и что поначалу они качественно схожи. Он предположил, что во время раннего расщепления происходят изменения, которые незначительны на двухклеточной стадии, больше на четырехклеточной стадии, а на восьмиклеточной стадии дифференцировка зашла так далеко, что бластомер больше не может вернуться в состояние яйцеклетки. “По мере продвижения онтогенез все больше и больше приобретает характер мозаичной работы”.

Леб ('94) показал, что если яйца морского ежа поместить в морскую воду, разбавленную дистиллированной, яйцеклетка набухает и разрывает свою мембрану, так что часть ее протоплазмы выступает наружу. В этот выступ проходит часть первообразованных ядер, и как из части, оставшейся в оболочке яйцеклетки, так и из выступающей части образуется эмбрион, причем два эмбриона часто слипаются. В некоторых случаях из одной яйцеклетки образуется от двух до восьми отдельных групп бластомеров, которые развиваются в целые эмбрионы. [\[117\]](#)

Вопрос о количестве клеток, которые вырабатываются половинным и четвертым эмбрионами, до настоящего времени не был решен. До тех пор, пока это не стало известно, нельзя было сказать, были ли меньшие эмбрионы миниатюрными копиями нормальных эмбрионов во всех отношениях, или же они приняли типичную форму с меньшим количеством клеток. Я обнаружил ('95), что бластула одного из первых двух бластомеров содержит половину количества клеток, продуцируемых целым эмбрионом, и что на более поздних стадиях она также содержит только около половины нормального количества. Одна четвертая бластомера производит только четвертую часть от общего числа клеток, и все же с этим количеством клеток во многих случаях может развиваться целый эмбрион. Одна восьмая часть бластомера производит одну восьмую от нормального количества клеток. В большинстве случаев я обнаружил, что эти одна восьмая бластомеров не дают эмбрионов, но иногда они дают гастролу и, вероятно, молодую стадию плутеуса.

Также изучалось развитие ядросодержащих фрагментов яйцеклетки, чтобы выяснить, не производят ли они также меньшее количество клеток, чем целая яйцеклетка, причем пропорциональное их размеру. В данном случае проблема иная, потому что ядро не разделилось до отделения кусочка, и результаты должны показать, существует ли предписанное количество делений для ядра яйцеклетки, или количество раз, когда оно делится, регулируется количеством протоплазмы. Было обнаружено, что количество клеток, образующихся в каждом фрагменте, пропорционально размеру фрагмента. Это показывает, что деление ядра завершается, когда протоплазма разделяется до определенной точки.

Дальнейшее изучение количества клеток, которые инвагинируются у этих меньших “частичных” личинок для производства архентерона, по-видимому, показало, что они часто используют относительно больше, чем их пропорциональное количество. Нормальная бластула *Sphaerechinus granularis* содержит около пятисот клеток и состоит из пятидесяти клеток, или одной десятой от общего числа. У половины и одной четвертой эмбрионов, а также у некоторых маленьких эмбрионов из фрагментов яйцеклетки, по-видимому, инвагинировалось более одной десятой от общего количества клеток.

Дриш (1900) повторно проанализировал этот момент и обнаружил, что эмбрионы из изолированных бластомеров могут использовать пропорциональное количество клеток. Я провел

новое исследование проблемы в более широком масштабе и обнаружил, что мое предыдущее утверждение, а также утверждение Дриша, по существу верно, и что обнаруженная нами разница обусловлена временем, в течение которого эмбрионы гастрелируют. Таким образом, половина эмбрионов и даже одна четвертая часть эмбрионов, которые гастрелируют сразу (или лишь немного позже) нормальных целых эмбрионов, превращаются в архентерон примерно за половину и одну четвертую числа клеток, инвагинированных во всем эмбрионе; но те частичные эмбрионы, которые гастрелируют позже (как это происходит у большинства из них), превращаются в архентерон более чем за половину или четверть от числа клеток, которые *сначала* превратились во весь эмбрион. Это различие между ранними и отсталыми частичными эмбрионами в значительной степени связано с медленным увеличением количества клеток, которое происходит во время задержки развития.

Дриш ('95) обнаружил, что кусочки стенки бластулы морского ежа, *если они достаточно большие*, также могут образовывать гастралу и эмбрион. Я обнаружил, что количество клеток в этих кусочках заметно не увеличивается после их отсечения (если операция была проведена в конце периода расщепления), и что новый эмбрион формируется из клеток, присутствующих на момент удаления кусочка из стенки. Следовательно, в данном случае нет шансов на “последующее зарождение” с помощью новых клеток, продуцируемых сбоку, что, по предположению Ру, должно происходить у эмбриона лягушки.

Развитие кусочков стенки бластулы, если они не слишком малы, также показывает, что недостаточная способность к развитию, обнаруживаемая у некоторых из одной четвертой и многих из одной восьмой бластул, не является результатом какой-либо особой дифференцировки, которой они подверглись в период расщепления, а обусловлена их размером.

Недавняя серия экспериментов Дриша (1900) по развитию изолированных бластомеров яйца морского ежа дала более точные данные относительно предела их способности производить эмбрионы и показала возможности в этом отношении различных частей яйца. С помощью метода, открытого Хербстом (Herbst, 1900), можно получить изолированные бластомеры более легко, чем с помощью несколько грубого процесса встряхивания. Если яйцеклетки после оплодотворения и удаления мембраны путем встряхивания поместить в искусственную морскую воду, из которой удалены все соли кальция, яйцеклетки делятся нормально, но бластомеры не удерживаются прочно вместе и легко распадаются, если яйцеклетку потревожить. С помощью тонкой пипетки можно выбрать любой желаемый бластомер или группу бластомеров. Если их вернуть в морскую воду, они продолжают развиваться.

Дриш обнаружил, что половина и одна четвертая бластомера развиваются в пропорциональные гастралы и личинки; что одна восьмая бластомера, как животного, так и вегетативного полушарий, иногда образует гастралы и даже начало личиночной стадии с зачатками скелета. Существуют определенные различия между одной восьмой личинками, происходящими из животного полушария, и личинками из растительной половины. Погибает больше одной восьмой бластомеров из животной части яйца, чем из противоположной части, но из тех, что остаются живыми, больший процент достигает стадии гастралы, чем в случае бластомеров с вегетативного полюса; кроме того, их протоплазма не такая прозрачная, как у личинок из другого полушария. Эти бластомеры “животного полюса” развиваются быстрее, чем бластомеры другого вида. Гастралы из одной восьмой части бластомеров вегетативного полушария не так часто отмирают после отделения, протоплазма личинок более прозрачная, и они часто производят долгоживущие бластулы с длинными ресничками. Бластулы часто развиваются в гастралы без мезенхимы. Эти результаты показывают, что, хотя целые личинки могут быть получены из одной восьмой бластомеров обоих полушарий, все же существуют определенные характеристики, которые с большой вероятностью могут быть отнесены к различиям, присутствующим в протоплазме двух полушарий яйца. Различия не во всех случаях достаточны, чтобы повлиять на формирование всех характерных структур эмбриона, однако в их строении

можно обнаружить следы происхождения личинок. Вполне вероятно, что так называемый животный (или микромерный) полюс соответствует той части яйцеклетки, из которой образуется архентерон. Следовательно, одна восьмая бластулы из этого полушария гастрულიруют быстрее и в пропорционально большем количестве, чем бластулы из противоположного полушария. Вегетативное полушарие соответствовало бы той части яйцеклетки, из которой происходит стенка нормальной гастролы, и это может объяснить более прозрачную протоплазму этих эмбрионов, их неспособность во многих случаях к гастрulación, их более крупные реснички и отсутствие мезенхимы у некоторых из них. Дриш обнаруживает, что количество клеток, попадающих в мезенхиму неполной личинки, пропорционально общему количеству, и что количество клеток в архентероне, вероятно, также пропорционально.^[118]

Самые маленькие бластомеры, из которых образуются гастролы, составляют одну шестнадцатую продуктов. Из общего числа 139 случаев только в 31 были сформированы настоящие гастролы, в 5 - гастролы с эвагинизированным архентероном и в 103 сохранились бластулы с длинными ресничками. В течение тридцати секунд у бластомеров не наблюдалось гастрulación.

Дриш ('95) также провел исследование потенциальных возможностей стадий бластулы и гастролы у *sphaerechinus*, *echinus* и *asterias*. Если бластулу разрезать пополам до образования клеток мезенхимы, из обеих частей образуются гастролы и личинки. Поскольку некоторые фрагменты, вероятно, происходят из животного полушария, а другие - из растительного, из этого следует, что все части бластулы обладают способностью производить целые эмбрионы, и в этом отношении возможности те же, что и у бластомеров. Если эксперимент проводится на стадии, предшествующей началу развития архентерона (рис. 65, А), результаты могут быть другими. Половина, содержащая область, из которой вот-вот разовьется архентерон, даст гастролу и личинку (рис. 65, А, нижний ряд справа от А). Половинка, содержащая только противоположные участки яйца (рис. 65, А, верхний ряд), в некоторых случаях может гастрულიровать,^[119] часто ненормально, но не менее половины кусочков не гастрულიруют. Они могут оставаться живыми в течение недели или более и даже образовывать типичное реснитчатое кольцо со ртом в центре, но не образуют нового архентерона. Эти важные результаты показывают, что после образования мезенхимы и архентерона на одном полюсе другие клетки стенки бластулы больше не способны выполнять процесс, который те же клетки были способны выполнять на несколько более молодой стадии, но связана ли эта потеря мощности с предыдущим формированием архентерона или из-за каких-либо других изменений, которые к этому времени произошли в клетках, из эксперимента определить невозможно. Также важно отметить, что у этих маленьких эктодермальных бластул все еще могут развиваться целые, типичные эктодермальные органы, реснитчатое кольцо и рот, и что первое особенно характерно для всего нормального кольца.

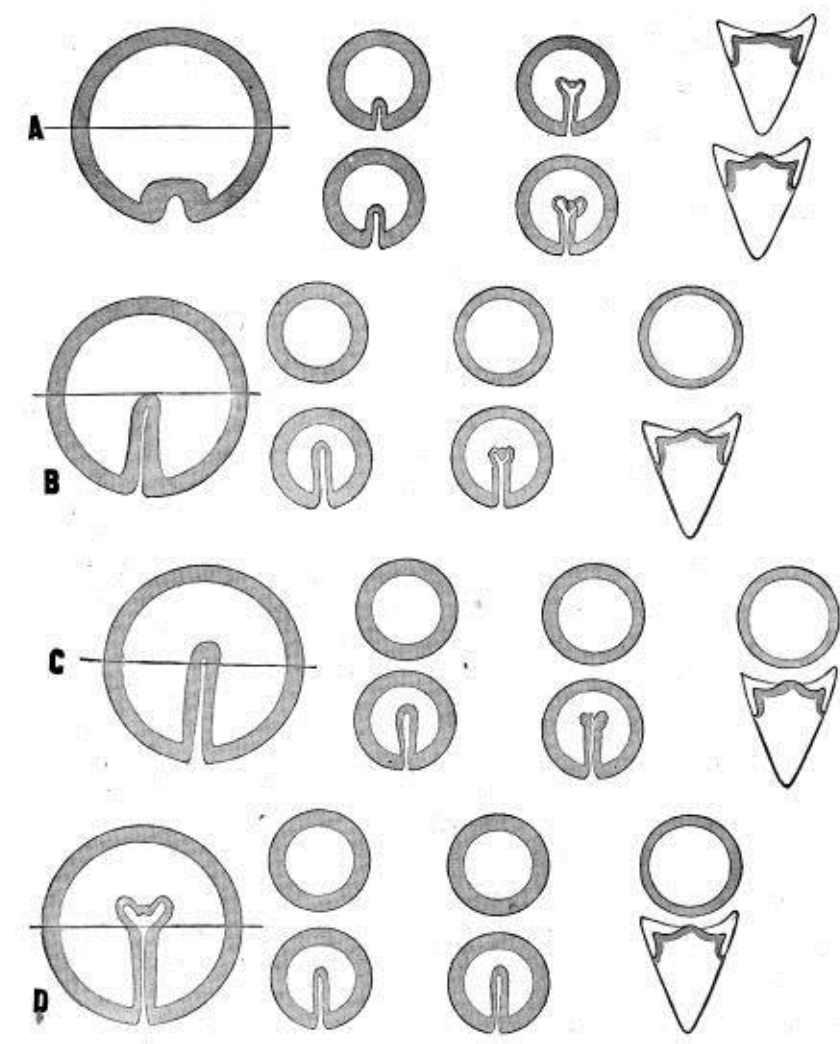


Рис. 65.—А. Бластула морского ежа начинает гастрелировать. Разрезать пополам, как указано линией. Два ряда рисунков справа показывают развитие верхней и нижней половинок. В. Позже гастралу разрезают пополам. Два ряда рисунков справа показывают более позднее развитие. С. Завершение процесса гастрелиации. Эмбрион разрезают пополам. Два ряда рисунков справа показывают более поздние стадии каждой половины. D. Формирование энтодермальных мешочков с внутреннего конца архентерона. Эмбрион разрезают надвое. Два ряда рисунков справа показывают более поздние стадии.

Аналогичные явления были обнаружены Дришем при развитии архентерона тех же форм. В конце нормального периода развития гастролы у эмбриона морской звезды из внутренней части архентерона образуются два отростка, или мешочка, которые позже сужаются, давая начало грудному мешку и водно-сосудистой системе. Если гастролу разрезать надвое таким образом, чтобы отсечь внутренний конец архентерона, *т.е.* часть, из которой развиваются мешочки (рис. 65, С), то обнаруживается, что кусочек, содержащий заднюю часть архентерона, смыкается, образуя новую сферу, и из нынешнего внутреннего конца архентерона (который также зажил) образуется пара мешочков (рис. 65, С, нижний ряд справа от С). Следовательно, эти мешочки возникли из более задней части архентерона, чем та, из которой они обычно возникают.

Если тот же эксперимент провести на более поздней стадии, когда мешочки будут удалены из архентерона (рис. 65, D, нижний ряд справа от D), новые мешочки не образуются. Это означает, что после того, как архентерон однажды изготовил свои мешочки, он теряет во всех своих частях способность повторять процесс, хотя эти части обладали этой способностью на более ранней стадии. Весьма правдоподобно, что результат напрямую связан с образованием нормальных мешочков, хотя, конечно, возможно, что в архентероне произошли какие-то другие изменения, которые препятствуют образованию мешочков.

Чтобы дать как можно более точный и последовательный отчет об экспериментах с яйцами лягушки и морского ежа, мы опустили ряд других открытий. Давайте теперь рассмотрим некоторые результаты на других формах.

Шабри еще в 1887 году экспериментировал с яйцами асцидий. С помощью хитроумного инструмента он смог прокалывать и убивать отдельные бластомеры. Результаты его экспериментов были описаны не очень четко, и более поздние авторы интерпретировали его результаты по-разному.^[120] Шабри заявил, что он получил полуэмбрионы из одного из первых двух бластомеров, но его рисунки показывают, особенно в свете более поздней работы, что эмбрионы были целыми эмбрионами половинного размера, хотя некоторые органы, такие как сосочки и отолит, могли отсутствовать.

Дриш ('95) повторно проанализировал развитие изолированных бластомеров у одной из асцидий, *Phallusia mammalata*, и обнаружил, что расщепление бластомеров, выделенных встряхиванием, не похоже ни на расщепление целого яйца, ни на половину нормального, хотя демонстрирует некоторые характеристики последнего. Образуется симметричная гастрולה, из которой образуется типичная цельная личинка половинного размера. Однако у этих личинок отсутствует один или несколько сосочков, и отолит развивается редко. Отсутствие этих органов Дриш объясняет грубым обращением, которому подверглась яйцеклетка, поскольку у эмбрионов из целых яиц иногда может отсутствовать эти органы, если развитие происходило в неблагоприятных условиях. Изолированная одна четвертая часть бластомера может также дать целую личинку.

Крэмpton ('97) также изучал развитие изолированных бластомеров другой асцидии, *Molgula manhattensis*. Он более полно проработал процесс расщепления и обнаружил, что изолированный бластомер сегментируется как часть, *т.е.* Так, как он сегментировался бы, если бы оставался связанным с остальной частью яйцеклетки. По общему виду половинное расщепление, по-видимому, отличается от половины полного расщепления, потому что происходят перестройки бластомеров, но, несмотря на эти сдвиги, форма деления всегда такая же, как у части. Развивается целый эмбрион, хотя в определенных органах могут быть дефекты, которые, как он предполагает, связаны с меньшим количеством материала, доступного для развития личинки.

Зоя показала в 1894-1895 годах на ряде медуз, что изолированные бластомеры дают целых личинок меньшего размера.^[121] У одной формы, лириопы, энтодерма, образующая пищеварительный тракт, обычно расслаивается на стадии шестнадцати клеток, при этом каждая клетка стенки бластулы делится на внутреннюю и внешнюю части. В бластуле из половины бластомера это отслоение также происходит при наличии шестнадцати клеток, а не при предыдущем отщеплении, когда присутствует только восемь клеток. Таким образом, в этой форме все количество клеток развивается до того, как происходит расслоение, и половина личинки состоит из того же количества клеток, что и нормальный эмбрион на этой стадии, но клетки только вдвое меньше. У других видов энтодерма, по-видимому, начинает развиваться у полуживотных, когда присутствует только половина общего количества клеток.

Условия содержания в яйце костистых рыб сильно отличаются от таковых у предыдущих форм. Протоплазма, из которой образуется эмбрион, скапливается на одном полюсе, образуя бластодиск. После расщепления этого бластодиска образовавшаяся в результате бластодерма разрастается над желточной сферой одновременно с формированием эмбриона вдоль одного меридиана. В 1895 году я провел несколько экспериментов на яйцах *Fundulus heteroclitus*. Если один из первых двух бластомеров яйцеклетки фундулуса разрушается, из оставшегося образуется целый эмбрион. Если удалить три из первых четырех бластомеров, то из оставшегося может получиться целый эмбрион небольшого размера. Проблема развития в случае рыбы отличается от других описанных случаев, поскольку вся желточная сфера остается прикрепленной к оставшемуся бластомеру и покрыта клетками, происходящими из этого бластомера. Сформировавшийся эмбрион меньшего размера лежит на желтке в натуральную величину.^[122]

Работа Уилсона над *amphioxus* уже была описана в связи с экспериментами с яйцами морского ежа. Позже я ('96) также получил целых личинок из половины и одной четвертой части бластомеров, и я также обнаружил, что одна восьмая часть бластомеров не развивается дальше стадии бластулы. Количество клеток, из которых наполовину состоит личинка, вдвое меньше, чем у нормальной личинки, а одна четвертая личинка состоит из одной четвертой от общего количества клеток.

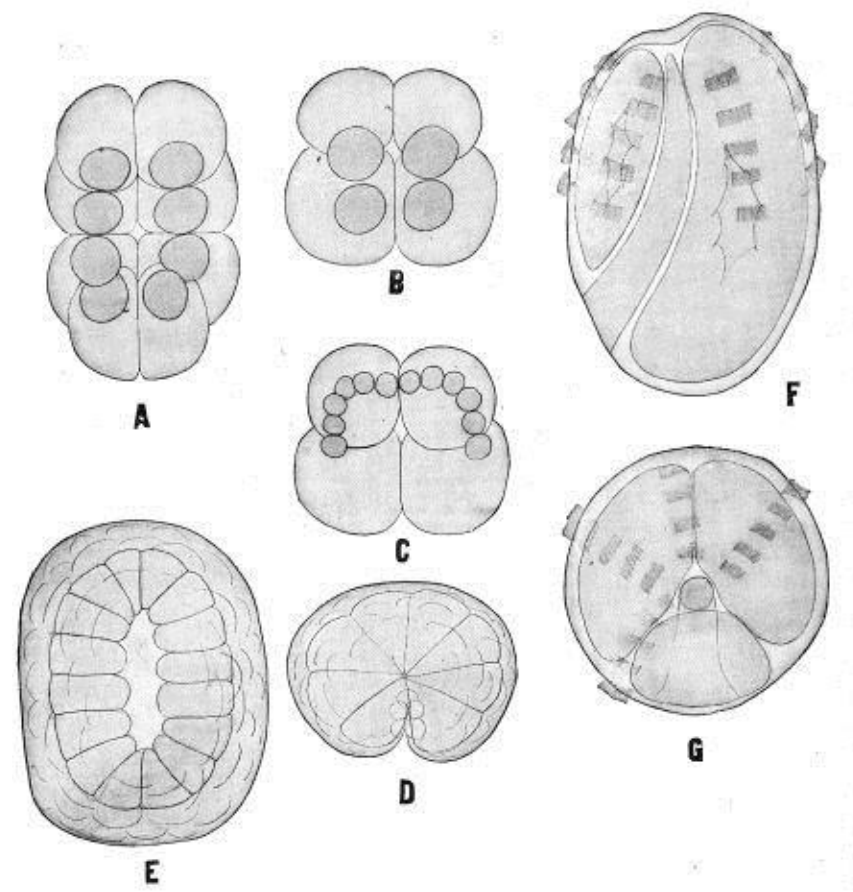


Рис. 66.—Гребневик-яйцеклетка и эмбрион. А. Нормальная стадия из шестнадцати клеток. В. Стадия наполовину шестнадцати клеток. С. Более поздняя стадия полусегментации. D. Поздний полуэмбрион. E. Соответствующий целый эмбрион. F. Полуэмбрион, если смотреть сбоку. G. То же самое, если смотреть с апикального конца. У F и G присутствуют четыре ряда лопаток, три энтодермальных мешка и эктодермальный желудок.

Во всех предыдущих случаях, когда бластомеры были *разделены*, развивался целый эмбрион, хотя расщепление часто было таким же, как у части. Однако в одной форме было обнаружено, что целый эмбрион не развивается. Чун ('92) впервые показал, что из изолированной половины бластомера яйца гребневика образуется наполовину личинка. Он также сделал вывод из некоторых неполных эмбрионов, выловленных в море, что эти неполные личинки могут впоследствии регенерировать недостающие части. Дриш и Морган ('95) изучали развитие изолированных бластомеров другого гребневика, *Veroë ovata*. Они обнаружили, что выделенная половина бластомера делится точно так же, как половина всей яйцеклетки ([рис. 66, A, B, C](#)). Она остается более или менее полуструктурой даже после того, как эктодерма разрослась по всей поверхности ([рис. 66, D](#)). Инвагинация эктодермы с образованием так называемого желудка, которая происходит на нижнем полюсе всего эмбриона, формируется на одной стороне нижнего полюса у полуэмбриона ([рис. 66, F, G](#)). Он вдавливаясь в энтодермальную желточную массу и лежит не посередине, а несколько сбоку. У нормального эмбриона в центральной желточной массе образуются четыре энтодермальных мешочка, которые соединяются с внутренним концом эктодермального желудка, вокруг которого они располагаются симметрично. У полуэмбриона

формируются два мешочка и, кроме того, третий мешочек меньшего размера, который всегда находится на той стороне желудка, которая ближе всего к наружной стенке ([рис. 66, F, G](#)). Таким образом, эмбрион составляет несколько больше половины нормального эмбриона по количеству его энтодермальных мешочков.

У нормальных зародышей гребенофора имеется восемь меридиональных рядов лопастей. Они лежат симметрично по бокам, сходясь к верхушечному органу чувств. У половинчатой личинки всегда имеется только четыре таких ряда лопаток, которые неравномерно распределены по поверхности, поскольку с одной стороны промежутки между двумя рядами шире, чем в других местах ([рис. 66, G](#)). Чувствительная пластинка также расположена несколько эксцентрично, *т.е.* больше в сторону, соответствующую той, на которой лежал другой бластомер.

Если одна четверть бластомеров разделена, каждый продолжает сегментироваться, как будто все еще является частью целого. Развивается один четвертый эмбрион, имеющий несимметричный желудок с *двумя* энтодермальными мешочками. Здесь всего два ряда лопастей. Таким образом, эмбрионы в некоторых отношениях составляют четверть эмбрионов, но наличие двух энтодермальных мешочков вместо одного показывает, что в данном конкретном случае, по крайней мере, эмбрион составляет более четверти целого.

Часть работы Дриша и Моргана, имеющая особое отношение к *интерпретации* периода развития половины и одной четвертой изолированных бластомеров, заключается в описании некоторых экспериментов, которые заключались в отрезании частей несегментированной яйцеклетки. Если оплодотворенную, но несегментированную яйцеклетку разрезать надвое с помощью маленьких ножниц, часть, содержащая ядро, может разделиться на сегменты и дать начало эмбриону. Деление обычно происходит подобно делению части, и в таких случаях развивается неполный эмбрион. У эмбриона может быть меньше рядов плавательных пластинок, чем у нормального эмбриона, и меньше энтодермальных мешочков, а желудок может находиться в эксцентрическом положении. Эти эмбрионы во всех отношениях напоминают неполные эмбрионы из изолированных бластомеров. Важно отметить, что, хотя эмбрионы из изолированных бластомеров напоминают эмбрионы из кусочков сегментированного яйца, в первом случае ядро разделилось один раз, и каждый бластомер содержит половину исходного ядра, в то время как во втором случае все сегментированное ядро присутствует в кусочке. Эти факты, по—видимому, показывают, что в этой яйцеклетке неполное развитие непосредственно связано с протоплазмой, а не с ядром, - точки зрения, которой придерживаются Дриш и Морган в связи с этими экспериментами.

В одном или двух случаях было обнаружено, что кусочки с ядром разделяются таким же образом, как и целое яйцо, за исключением того, что бластомеры пропорционально меньше. Из кусочков такого рода развились целые эмбрионы небольшого размера. В этом случае мы должны предположить, что протоплазме удалось перестроиться в новое целое меньших размеров. [\[123\]](#)

Крэмpton ('96) показал на моллюске *Ilyanassa obsoleta*, что когда бластомер отделяется от остальных, расщепление происходит так, как если бы бластомер или его продукты все еще присутствовали, и у личинки дефект в тех органах, которые обычно образуются из этого бластомера. Эти результаты согласуются с результатами, полученными на яйце гребневика. Фишель (1900) также провел несколько экспериментов с сегментированной яйцеклеткой гребневика и подтвердил некоторые результаты, полученные Дришем и Морганом. Кроме того, он опробовал эффект возмущения первично сформированных клеток, толкая их друг на друга, так что их относительное положение менялось. В результате он обнаруживает, что лопатки, орган чувств и т.д. Находятся в необычных положениях, и последнее может быть удвоено. Это показывает, что мы должны рассматривать материальную или структурную основу органов как присутствующую очень рано в различных частях яйцеклетки, и что органы развиваются без особого внимания к их отношению к другим органам.

Циглер ('98) также сделал некоторые наблюдения над яйцом того же гребневика, которые непосредственно касаются некоторых поднятых здесь вопросов. Его исследование расщепления показывает, что микромеры возникают из той части яйца, которая находится напротив полюса, на котором появляется первая борозда расщепления — полюса животного. Результаты Фишеля показали, что лопажки и органы чувств возникают из этих микромеров, поскольку при смещении последних смещаются и первые.

Циглер провела эксперимент, отрезав ту часть яйца (которая только начала делиться), которая находится напротив области, в которой появилась первая борозда. Таким образом, из несегментированной яйцеклетки была удалена та часть, из которой развиваются микромеры. Циглер обнаружил, что микромеры все еще образуются и что из таких кусочков развиваются личинки, у которых есть *восемь* рядов лопаток и *четыре* энтодермальных мешочка. В одном случае два мешочка были меньше остальных; в другом случае один из четырех был намного меньше остальных. В ходе другой операции от яйца отрезали большой кусок, оставив маленький кусочек с ядром, который разделился на два бластомера неодинакового размера. Из этого маленького кусочка развился эмбрион с четырьмя энтодермальными мешочками и только *четырьмя* хорошо развитыми рядами лопаток. Четыре ряда лопастей, которых не хватало, были представлены двумя группами по несколько пластин в каждой.

Циглер дает интерпретацию этих результатов, отличную от той, которую предложили Дриш и Морган. Он интерпретирует последний эксперимент, в котором после операции кусок разделился на две неравные части, и появилось только четыре ряда лопастей, как означающий, что развитие этих органов на меньшей части подавлено из-за малого размера части. Если бы деталь была еще меньше, все следы отсутствующих лопастей могли бы исчезнуть, как, по его мнению, это имело место в некоторых экспериментах Дриша и Моргана. Я думаю, не может быть никаких сомнений в том, что если кусочек будет достаточно маленьким, то результат будет таким, как предполагает Циглер. Однако не представляется вероятным, что куски действительно были ниже нижнего предела в экспериментах Дриша и Моргана, поскольку меньший по размеру бластомер в одном случае был таким же большим, как весь кусок (*т.е.* как оба бластомера, взятые вместе) в одном из экспериментов Циглера.

Результаты Циглера очень ясно показывают, что мы не обязаны думать о веществе микромеров, заложенном в протоплазме яйца, и, следовательно, нет оснований предполагать, что вещество лопаток *обязательно* присутствует в вегетативном полушарии яйца. Его результаты показывают, что если срезать вегетативную часть, микромеры и лопатки все еще образуются, хотя та часть яйцеклеточного вещества, из которой они обычно возникают, была удалена. В этой связи следует отметить, что Дриш и Морган не предполагали, что основания микромеров, или лопаток, на самом деле заложены в определенной части протоплазмы яйцеклетки. Они также заметили, что в некоторых случаях после удаления части яйцеклетки появлялись целые эмбрионы, и они объяснили это симметричным положением среза по отношению к организации яйцеклетки. Операции Циглера проводились более или менее в этой симметричной плоскости, за исключением той, которая привела к появлению неполного эмбриона. Дриш и Морган считали, что формирующие факторы локализуются в протоплазме, а не возникают из ядра, но указывали, что эти наблюдения не приводят к его выводу о локализации зародышевых областей в яйцеклетке.

ГЛАВА XII

ТЕОРИИ РАЗВИТИЯ

ТНЕ Экспериментальная работа, проведенная Пфлюгером в 1883 году по изучению влияния силы тяжести на расщепление яйцеклетки лягушки, и выводы, которые он сделал из своих экспериментов, стали отправной точкой для современного изучения экспериментальной эмбриологии.^[124] Мы можем проследить влияние результатов Пфлюгера на большинство более поздних работ, и один из выводов, к которому пришел Пфлюгер, а именно, что материал яйца может быть разделен плоскостями расщепления каким бы то ни было образом, не изменяя при этом положения эмбриона на яйце, является, я думаю, одним из наиболее важных результатов, которые до сих пор были достигнуты в связи с экспериментальной работой над яйцом. Проведенный Пфлюгером анализ факторов, управляющих развитием, также имеет важное значение для интерпретации развития целого эмбриона из части яйцеклетки.

Пфлюгер обнаружил, что в каком бы положении ни находилась яйцеклетка лягушки перед началом деления, первые две плоскости располагаются вертикально, а третья горизонтально, и что позже самые маленькие клетки всегда образуются в верхнем полушарии. Таким образом, он пришел к выводу, что гравитация оказывает какое-то влияние на определение положения плоскостей спайности. Пфлюгер заметил, что положение срединной плоскости тела эмбрионов, развившихся из яиц, повернутых в необычное положение, как правило, не соответствует плоскости первого расщепления, но что эмбрион обычно лежит на том меридиане яйца, который проходит через первичную ось яйца и самую высокую точку яйца в его новом положении. Поскольку любой меридиан может оказаться расположенным наиболее высоко, следовательно, эмбрион может развиваться на любом из первичных меридианов, и, следовательно, материал должен быть изотропным вокруг первичной оси. Более того, поскольку эмбрион всегда появляется ниже середины яйцеклетки, в каком бы положении яйцеклетка ни находилась, мы должны заключить, что в каждом меридиане материал также изотропен.

Можно отметить, что, хотя более поздние работы в целом подтвердили последние выводы^[125] Пфлюгера, только что изложенные, тем не менее, результаты исследований феноменов регенерации организмов показывают, что выводы не обязательно являются единственными, которые можно вывести из экспериментов; ибо, хотя может быть правдой, что любой возможный первичный меридиан яйцеклетки может стать срединной плоскостью тела эмбриона, из этого не следует, что не существует единой организованной плоскости, присутствующей всегда. в нормальной яйцеклетке, *т.е.* яйцеклетка может быть не полностью изотропной. То, что это может иметь место, показано на примере регенерации кусков взрослых животных, у которых кусок, разрезанный с одной стороны от старой срединной плоскости, может развить свою собственную новую плоскость симметрии. Такая возможность должна быть допущена и в отношении яйцеклетки. Если мы заменим термин “тотипотенция”, означающий, что любой меридиан яйцеклетки может стать срединной плоскостью эмбриона, термином Пфлюгера “изотропия”, мы уберем этот элемент возможной ошибки из его утверждения.

Ру и Борн показали, что единственное действие, которое гравитация оказывает на яйцо лягушки, заключается в том, что оно вызывает перестановку содержимого яйца - явление, которого Пфлюгер не наблюдал. Более легкая часть стекает в верхнюю часть яйца, а самая тяжелая - в нижнюю часть яйца, отсюда наблюдаемое Пфлюгером изменение положения плоскостей расщепления, которые начинаются в верхней, более протоплазматической части яйца.

Другая серия экспериментов, которой мы также обязаны, в первую очередь, Пфлюгеру (84), заключается в сжатии яйцеклетки до и во время ее расщепления. Положение нескольких плоскостей расщепления может быть изменено, однако из яйцеклетки развивается нормальный эмбрион. Тот же эксперимент был повторен Хертвигом (93-й) и Борном (93-й) на яйце лягушки, а

также Дришем (92-й), Циглером (94-й), мной (93-й) и другими на яйце морского ежа с практически теми же результатами. Ценность эксперимента заключается не столько в том, чтобы показать, что совпадение между плоскостями первого расщепления и ориентирующими плоскостями тела может быть утрачено, сколько в том, чтобы показать, что при этих обстоятельствах распределение ядер в протоплазме отличается от того, которое они имеют в нормальной яйцеклетке. Любая теория развития, которая зависит от качественного распределения ядерных продуктов в период расщепления, сталкивается с большими трудностями в свете этих результатов, и для их преодоления необходимо будет добавить уточнения такого рода, которые существенно изменят ее простоту. Теория Ру, например, относится к этой категории. Ру ('83) предположил, что, поскольку сложное кариокинетическое деление ядра осуществляется таким образом, чтобы обеспечить точное разделение хроматина, и поскольку качества самца передаются яйцеклетке через хроматин сперматозоида, вероятно, что деление хроматина является качественным процессом, посредством которого элементы распределяются по различным частям яйцеклетки. Согласно Ру, первое деление яйцеклетки лягушки отделяет материал правой половины эмбриона от материала левой; второе деление отделяет материал передней половины от материала задней половины. Ру в определенной степени ограничил свою гипотезу этими двумя делениями яйца лягушки и заявил далее, что не исключено, что на более поздних стадиях развития может иметь место взаимодействие частей друг с другом, и это взаимодействие было бы еще одним фактором в развитии. Вейсман принял гипотезу Ру и распространил ее на все организмы и на большинство отделов развивающейся яйцеклетки, по крайней мере, на все те отделы, в которых свойства слоев, тканей, органов и т.д. Разделены. На этой незначительной основе он построил свою теорию развития и возрождения. Поэтому важно критически проанализировать данные экспериментальной эмбриологии в пользу или против этой гипотезы о качественном делении яйцеклетки в период расщепления.

Развитие половины эмбриона из одного из первых двух бластомеров яйцеклетки лягушки в эксперименте Ру, казалось, подтверждало гипотезу Ру, но вскоре было замечено, что присутствие другого бластомера искажает доказательства до такой степени, что делает их бесполезными, насколько это касается этой гипотезы. Затем последовали эксперименты с изолированными бластомерами морского ежа, амфиокса, медузы, костистости, асцидии, тритона и т.д., в которых каждый бластомер, будучи полностью отделенным, дает начало целому эмбриону. Из этих экспериментов Дриш и Хертвиг сделали противоположный вывод, а именно, что во время расщепления происходит количественное разделение яйцеклетки на эквивалентные или, по крайней мере, тотипотентные бластомеры. Ру попытался сопоставить результаты этих экспериментов двумя способами. Он указал, что в некоторых из этих случаев изолированный бластомер делится наполовину или на четвертую часть яйцеклетки, и что у морского ежа это приводит к образованию открытой полубластулы. Во-вторых, Ру выдвинул на первый план свою вспомогательную гипотезу о резервной зародышевой плазме. Он предположил, что наряду с ранним качественным разделением ядра, посредством которого каждая часть получает свое особое цветное вещество, происходит также количественное разделение своего рода резервной зародышевой плазмы, содержащейся в ядре. Каждая клетка *может* получать также часть этого материала, и, следовательно, каждая клетка может содержать потенциальные возможности целой яйцеклетки. Эта резервная плазма может быть пробуждена любым изменением, которое изменяет нормальное развитие, как, например, при разделении бластомеров. Может потребоваться некоторое время, чтобы это запасное вещество проснулось, о чем свидетельствует период полуразвития яйца морского ежа, который продолжается некоторое время после отделения бластомеров. Против этой гипотезы нельзя возражать по чисто формальным основаниям, но нас интересует не столько чисто логическая гипотеза, сколько гипотеза, поддающаяся проверке.

Было отмечено, что эксперимент по сжатию яйцеклетки в разных плоскостях, который приводит к новому распределению ядер, является серьезным препятствием для гипотезы Ру. Если ядерные деления в сжатом яйце такого же типа, как и в нормальном яйце, мы должны ожидать,

что в результате получим либо чудовищную форму со всеми неуместными частями, либо, если части взаимозависимы, вообще ничего. Ру попытался рассмотреть этот случай, предположив, что само ядро реагирует на изменения в протоплазме и изменяет свои деления таким образом, чтобы посылать в каждую часть сжатой яйцеклетки материал нужного типа для этой части. Это означает, что ядро может настолько полностью изменить последовательность своих делений, что вместо того, например, чтобы посылать к каждому полюсу первого веретена материал правой и левой сторон тела, как это происходит обычно, оно может делиться при сжатии таким образом, что материал для передней половины эмбриона отделяется от материала для задней половины. То, что изменение, затрагивающее такое огромное количество качеств, могло произойти в результате легкого сжатия яйцеклетки, которое приводит к изменению положения веретена, кажется крайне маловероятным. Конечно, это не опровержение гипотезы, если показать, что она сопряжена с очень большими сложностями, поскольку само предположение о качественном разделении ядра в смысле Ру-Вейсмана влечет за собой большие сложности.

Более разрушительная критика гипотезы качественного разделения ядра содержится в обращении к непосредственному наблюдению, которое показывает, что хроматин всегда делится на точно равные части. Во многих случаях из последующей судьбы клеток мы знаем, что две клетки, происходящие из одной и той же клетки, играют очень разные роли в последующем развитии, однако хроматин ядра всегда разделен поровну.

На первый взгляд может показаться, что развитие изолированных бластомеров яйцеклетки гребневика подтверждает гипотезу Ру, поскольку в этом случае первые две клетки полностью разделены и, тем не менее, дают начало полуструктурам. Эксперименты Крэмптона с яйцами ильнянсы также могут показаться доказательством в пользу этой точки зрения. На самом деле, однако, они подтверждают идею качественного деления ядра не больше, чем идею качественного деления протоплазмы, и есть несколько дальнейших экспериментов с яйцеклеткой гребенофора, которые указывают на то, что имеет место скорее последний, чем первый вид деления. Как указывалось в предыдущей главе, Дриш и Морган обнаружили, что, если удалить часть протоплазмы несегментированной яйцеклетки гребенофора, развивается неполный эмбрион, хотя все сегментированное ядро присутствует. Результаты Циглера показывают, что даже после удаления той части яйцеклетки, из которой развиваются микромеры, сегментация может оставаться такой же, как у всего яйца, и это показывает, что яйцеклетка обладает большой способностью к восстановлению (по крайней мере, в симметричной плоскости), что касается ее протоплазмы. Если, однако, верно, что при несимметричном отсечении части протоплазма не может реорганизоваться, то вывод, который Дриш и Морган сделали в отношении протоплазмы, будет верен при условии, что, как представляется, меньший бластомер из первых двух достаточно велик для образования типичных структур. Главный момент заключается в следующем: если протоплазма перестраивается после операции, так что кусочек делится как единое целое, развивается полноценный эмбрион; если, однако, протоплазма не перестраивается и кусочек делится как часть, образуется неполный эмбрион. Поскольку в обоих случаях присутствует одно и то же ядро и поскольку различие, очевидно, связано с изменением протоплазмы, представляется гораздо более вероятным, что феномен полного и половинчатого развития связан с протоплазмой, а не с ядром.

Гипотеза, которую приняли Пфлюгер, Хертвиг и Дриш, а именно, что расщепление делит яйцеклетку на потенциально равные части, резко контрастирует с концепцией развития Ру-Вейсмана. В первом представлении есть две идеи, которые, я думаю, следует четко разделять: первая заключается в том, что бластомеры потенциально равны (изотропны), потому что они совершенно одинаковы; вторая заключается в том, что, несмотря на различия, которые могут существовать между ними, они все еще потенциально способны делать одно и то же, *т.е.* они тотипотентны. Первая альтернатива принята Пфлюгером, Хертвигом и Дришем; я бы предпочел вторую точку зрения, к которой Дриш, кажется, более склонен в своих более поздних работах. [\[126\]](#) Первые четыре бластомера яйца морского ежа кажутся совершенно одинаковыми, и мы

обнаруживаем, что из каждого может получиться целый эмбрион. Если мы предположим, однако, что, несмотря на их сходство и их тотипотентность, они различаются в той мере, в какой в протоплазме присутствует двусторонняя структура, мы, на мой взгляд, ближе к истине; ибо, если мы не предположим, что двусторонняя структура будет определена позже каким-либо внешним фактором, доказательств которого нет, мы должны предположить, что после оплодотворения, по крайней мере, у протоплазмы должна быть двусторонняя структура, и эта точка зрения в некотором смысле подтверждается последующим способом расщепления бластомеров, если они разделены. Однако приводит ли эта двусторонность оплодотворенной яйцеклетки к двусторонности расщепления - это другой вопрос. В некоторых случаях это *кажется* таковым, в других это явно не так, и мы должны предположить, что двусторонность более поздних стадий определяется каким-то другим условием, чем то, которое влияет на расщепление. Более того, многие факты экспериментальной эмбриологии и регенерации показывают, что новая двусторонняя структура может быть легко воспринята частями, которые потеряли свою связь с остальной частью организма.

После третьего деления яйца морского ежа четыре бластомера несколько отличаются, по крайней мере в том, что касается материала, из которого они состоят, от остальных четырех; однако любой из восьми бластомеров или групп бластомеров может дать целый эмбрион. То же самое утверждение можно сделать и для гораздо более поздних стадий, поскольку было обнаружено, что фрагменты из любой части стенки бластулы могут давать начало целым эмбрионам, и мы можем с уверенностью приписать это свойство всем клеткам, хотя из-за размера клеток более поздних стадий они не могут по отдельности произвести целый эмбрион, но каждая из них может произвести любую часть эмбриона, что составляет одно и то же. Если мы предположим, что все эти клетки совершенно одинаковы, как это сделал Хертвиг, мы не сможем понять, как могла бы произойти следующая стадия развития, если только какой-то внешний фактор не подействовал таким образом, что изменил различные части яйцеклетки. Однако у нас нет оснований предполагать, что все клетки одинаковы, потому что все они потенциально равны. Даже части взрослого животного — гидры или стентора, например, — могут давать новые целые организмы, хотя мы должны предположить, что эти части поначалу так же непохожи, как и части тела, из которых они возникают. Более того, мы не знаем ни одной яйцеклетки или эмбриона, у которых мы не могли бы легко обнаружить различия в разных частях протоплазмы.

Могут ли эти грубые различия, которые мы видим в материалах яйца, объяснить различное развитие частей яйца? Я думаю, можно показать, что они не *обязательно* определяют результат. Если мы разрежем бластулу надвое так, чтобы одна часть содержала только клетки животной половины, а другая - клетки вегетативной половины, каждая из них даст целый эмбрион; однако в одной половине не хватало как раз тех частей, которые, согласно гипотезе, должны были определять гастрюляцию другой половины. Если мы предположим, что материалы или структуры, характерные для растительной половины, постепенно распределяются от растительного полюса к животному в уменьшающихся количествах, то любой кусочек яйца будет содержать больше этих веществ на одном полюсе, чем на другом. Если, таким образом, можно было бы показать, что гастрюляция зависит от относительного количества этих веществ в различных частях бластулы, то трудность, встречавшаяся при первом взгляде, частично исчезла. Я говорю частично, потому что относительное количество материалов, дающих результаты, подразумевает связующий субстрат, на который воздействуют и который определяет результат. Даже если мы предположим, что это полярное распределение материала могло бы объяснить полярную инвагинацию, мы все равно были бы в затруднении объяснить происхождение двусторонней симметрии. Во многих яйцах нет признаков двустороннего распределения материала, хотя в некоторых редких случаях может наблюдаться, что касается формы, плоскость двусторонней симметрии. Но даже если предположить, что он присутствует во всех яйцеклетках и совпадает с первой плоскостью расщепления (или с любой другой плоскостью расщепления), мы все равно не смогли бы объяснить двустороннюю симметрию половины и одной четвертой целых эмбрионов, которые

происходят из соответствующих изолированных бластомеров. Если в яйцеклетке существует ранее существовавшая двусторонняя плоскость, она должна быть каким-то образом восстановлена в изолированном бластомере и кусочках стенки бластулы. В последнем случае это вряд ли могло быть вызвано перераспределением общего содержимого куска, поскольку наличие клеточных стенок препятствовало бы такому процессу.

Я думаю, этот анализ показывает, что превращение части в новое целое действительно влечет за собой изменение самой фундаментальной структуры. Не может быть особых сомнений в том, что и полярность, и двусторонность яйца или кусочка яйца в основе своей принадлежат к одному и тому же классу явлений, и мы вынуждены предположить, что они являются неотъемлемыми особенностями живой субстанции. Одно время Дриш думал, что необходимо только предположить, что протоплазма и каждая ее часть обладают первичной полярностью, и что некоторое неравенство в материале может определять плоскость билатеральности; но позже он считал необходимым также предположить наличие билатеральной структуры в протоплазме и во всех ее частях. Это предположение о том, что каждая часть имеет полярную и двустороннюю структуру, а полярность и двусторонность целого являются совокупностью свойств всех его частей, я думаю, недостаточно для соответствия ситуации. Если, например, первая плоскость расщепления совпадает со срединной плоскостью тела, правый бластомер имеет структуру, которая приводит к образованию правой стороны тела, и аналогично для левого бластомера. Если два бластомера разделены, и каждый из них дает начало целому эмбриону с новой плоскостью двусторонней симметрии, мы должны предположить, что образовалась новая двусторонность. Не делает проблему проще предположение, как это сделал Дриш, что это вызвано двусторонней перестройкой элементов по обе стороны от новой плоскости, которая проходит через середину изолированного бластомера, поскольку нам нужно объяснить, что определяет новую срединную плоскость. Мне кажется, что проблема ничуть не проще, если мы предположим, что полярность и двусторонность являются свойством большого количества элементов, как это сделал Дриш, чем если мы сразу предположим, что полярность и двусторонность характерны для всего яйца. Трудность понимания того, как новая двусторонность может быть вызвана в части целого, столь же велика при одном предположении, как и при другом. Я думаю, что гораздо проще не только предположить, что структура - это нечто, относящееся к целому, а не совокупность меньших целостностей, но и в большей степени соответствовать другим явлениям.

Я думаю, что здесь мы сталкиваемся с точно такой же проблемой, с какой сталкиваемся при регенерации частей тела взрослых животных. Если планарию разрезать вдоль пополам по средней линии, то со стороны разреза каждая половинка образует новую ткань, из которой формируется недостающая половинка. В этом случае старая срединная плоскость остается, более или менее, срединной плоскостью нового червя, *т.е.* структура новой части строится на основе структуры старой. Почти такой же результат получается, когда червяка разрезают в продольном направлении на две неравные части. Более крупный кусок сохраняет свою старую плоскость симметрии и добавляет к режущей кромке новую деталь, которая дополняет симметрию. На меньшем куске также образуется новый материал вдоль режущей кромки, и между старой и новой деталями образуется новая плоскость симметрии. Здесь также срединная плоскость устанавливается на краю старого материала, но в этом случае материал лежит по одну сторону от старой средней линии, и это предполагает замену в значительной степени старого материала, чтобы он соответствовал новым структурам новой срединной плоскости.

В тех формах, в которых перенастройка происходит полностью в старой части, изменение условий интерпретировать сложнее. В некоторых отношениях *hydra* дает нам промежуточное условие, но поскольку это радиально симметричная, а не двусторонне симметричная форма, трансформация не столь очевидна. Если из корпуса вырезать цилиндрическую деталь, а затем разрезать вдоль на два полуцилиндра, каждый из которых закрывается и образует цилиндр меньшего диаметра. Вдоль сросшихся краев может появиться немного новой ткани, но недостающая половина не заменяется, и из кусочка формируется новая гидра с телом вдвое

меньшего размера. Судя по всему, это радиально симметричная форма, и в данном случае мы должны думать о новой оси симметрии, сместившейся к середине изделия. Пока еще не проводилось подобных экспериментов на двустороннем животном, которое регенерирует путем морфаллаксии, так что нам не к чему апеллировать для сравнения с двусторонним яйцом, но результаты, только что описанные для планарии и гидры, указывают на то, как могут происходить изменения в частях тела взрослых животных, которые привели бы к формированию у них новой симметричной структуры. Если мы представим себе случай такого рода и предположим, что после отделения куска сбоку режущая кромка сомкнулась и кусок принял симметричную форму, то вполне возможно, что в середине куска вскоре может появиться новая плоскость двусторонней симметрии из-за симметричной формы куска; или новая плоскость симметрии может медленно смещаться от режущей кромки к середине куска, после достижения которой будет достигнут баланс. Следует признать, что это утверждение является немногим более чем предположением и основывается на недоказанном предположении, что внутренняя симметрия может развиваться в ответ на симметричное изменение формы изделия в целом, что частично является результатом чисто физических факторов. Однако в настоящее время я не вижу другого вероятного вывода из фактов.

Если мы предположим, что в оплодотворенной яйцеклетке присутствует двусторонняя структура и что она соответствует первой плоскости расщепления, то можно предположить, что при разделении бластомеров происходит изменение, подобное тому, которое мы только что обрисовали выше. Стимул обнаруживается в новой сферической форме, которую принимает изолированный бластомер, и мы можем представить, что изменение происходит указанным способом благодаря присутствующей старой двусторонности, причем изменение начинается со стороны, первоначально соприкасавшейся с другой половиной.

Есть несколько фактов, которые, по-видимому, указывают на то, что изменение осевого расположения яйцеклетки очень легко вызвать еще до появления каких-либо определенных органов. Тот факт, что точка входа сперматозоида в яйцеклетку лягушки^[127] и морского ежа^[128] может определять первую плоскость расщепления, указывает на этот вывод. Тот факт, что у лягушки, а также у тритона срединная плоскость зародыша соответствует иногда первой, иногда второй плоскости расщепления, а иногда ни одной из них, показывает, что двусторонность структуры зародыша может совпадать или не совпадать с плоскостью расщепления. У рыб также, по-видимому, нет соответствия между плоскостями расщепления и плоскостями эмбриона, так что эти два фактора могут определяться различными факторами. Исходя из этих данных, у нас не должно быть оснований делать вывод об отсутствии двусторонней структуры, скорее, она такого рода, что не зависит от спайности и что ее также можно легко изменить. Вполне вероятно, что тот тип организации, который, как мы должны предположить, существует в яйцеклетке, очень прост и поддается легкой перенастройке. Конечно, нет никаких доказательств в пользу точки зрения, что организация яйцеклетки обязательно должна быть чем-то похожа на организацию эмбриона, который происходит из яйцеклетки, хотя организация яйцеклетки может быть совершенно определенной по своему характеру. Пока мы не узнаем больше о природе этой организации, бесполезно продолжать рассуждать о том, как ее можно изменить.

Другой вопрос, имеющий большое значение в связи с нашей настоящей темой, - это роль, которую играют отдельные клетки в раннем развитии всей яйцеклетки или любой ее части. Хертвиг ('93) считает, что развитие вызывается воздействием отдельных клеток друг на друга. Дриш, когда он утверждает, что судьба бластомера зависит от его положения в целом, не принимает на себя определенных обязательств в ту или иную сторону в отношении клетки как единицы. Уитмен и другие настаивали на недостаточности клеточной теории и полагали, что границы клеток не играют важной роли в развитии, но что эмбрион развивается как единое целое. Эта точка зрения показалась мне более вероятной в свете определенных результатов экспериментальной эмбриологии. Дриш в более поздних статьях также выступил против идеи Хертвига, и Уилсон в своей книге о *клетке* также в определенной степени принял эту точку

зрения. Формирование типичной личинки у морского ежа и у амфиокса из половины или одной четвертой всего числа клеток демонстрирует, я думаю, недостаточность гипотезы о клеточных единицах. Открытие непрерывных протоплазматических связей между соседними клетками и формирование новых протоплазматических связей между всеми областями, как обнаружила миссис Г. Ф. Эндрюс,^[129] дает нам фактическую основу, на которой основывается гипотеза о том, что эмбрион представляет собой целостную структуру. Эта точка зрения не вызывает особых трудностей на том основании, что ядра являются отдельными центрами метаболической активности, поскольку в настоящее время мы так мало знаем о том, какого рода взаимодействие происходит между ядром и протоплазмой, что не можем основывать наши аргументы на какой-либо доказуемой связи.

Открытие того, что кусочки меньше определенного минимального размера неспособны образовать целый организм, имеет огромное значение. Было отмечено, что кусочки яйца морского ежа, составляющие менее одной шестнадцатой части целого, не образуют даже стадии гастролы. У *amphioxus* одна восьмая бластомера, по-видимому, находится вблизи нижнего предела развития. Также было обнаружено, что для частей взрослых организмов существует нижний предел, ниже которого они не регенерируют. Это было показано для гидр, тубулярий, планарий и стенторов и, вероятно, верно для всех форм. Этот результат особенно интересен в тех случаях, когда части содержат все элементы, необходимые для образования нового организма, и происходят из частей тела, которые являются тотипотентными в этих отношениях. Кажется несомненным, что отсутствие возможности разработки в этих случаях полностью связано с малостью произведения. Мы можем выразить эту идею по-другому, заявив, что определенный объем необходим для того, чтобы произведение могло создать типичную организацию. Этот вывод важен, поскольку показывает, что организация представляет собой нечто чрезвычайно большое по сравнению с размером химических или физических молекул и даже кристаллической молекулы. Размер фрагмента, находящегося на нижнем пределе организации, также намного больше, чем мельчайшие клетки, из которых состоит эмбрион, и это соотношение является аргументом в пользу точки зрения, что организация - это не просто результат взаимодействия клеток, а нечто гораздо большее, чем эти клетки; и мы можем даже пойти дальше, я думаю, и добавить, что она доминирует над клетками, а не контролируется ими.

В свете вопросов, рассмотренных на предыдущих страницах, мы можем теперь попытаться более связно проследить некоторые современные взгляды и гипотезы, касающиеся проблемы развития.

Хертвиг, как мы видели, выступил против гипотезы Ру-Вейсмана и сформулировал свою собственную точку зрения. По словам Хертвига, расщепление делит яйцеклетку на эквивалентные части — идея, очень похожая на идею Пфлюгера. Клетки он рассматривает как единицы, а развитие — как результат взаимодействия клеток - процесса, который, как предполагал Ру, также происходит между различными частями позднего эмбриона. Таким образом, хотя гипотеза Хертвига не содержит ничего действительно нового, она отобрала части из нескольких уже существующих гипотез и объединила их в непротиворечивое целое. Были высказаны возражения против точки зрения Хертвига о том, что взаимодействие эквивалентных клеток никогда не могло бы объяснить внедрение новых процессов в развитие; но если мы допустим, что клетки никогда не бывают полностью эквивалентными, какой бы мощностью они ни обладали, это возражение, я думаю, можно удовлетворить. Главной заслугой Хертвига была его деструктивная критика идеи Ру-Вейсмана о качественном ядерном разделении.

Хертвиг утверждает, что каждая стадия развития является причиной следующей стадии, и утверждает, что описание серии стадий, через которые проходит эмбрион, дает причинное знание явлений развития. Он утверждает, что за пределы этого описательного знания мы не можем надеяться проникнуть. И Ру, и Дриш не согласились с Хертвигом и указали, что, хотя каждая стадия развития содержит в себе причины последующей стадии, все же мы не получаем

представления об этих причинах из простого описания самих двух последовательных стадий. Утверждение о том, что оплодотворенная яйцеклетка является причиной расщепления, не дает нам никакого представления о том, что это за процесс, или как он возникает, или что определяет последовательность делений и т.д. Бластула, например, содержит факторы, которые производят гастролу; но утверждать, что в физическом смысле бластула является причиной гастролы, является ошибочной интерпретацией того, что подразумевается под причинным знанием. Если бы идея Хертвига была верна, в каждом эмбрионе было бы столько причин, сколько существует стадий в его развитии, и столько причин во всем диапазоне эмбриологии, сколько существует форм, которые развиваются, умноженных на количество стадий в каждом эмбрионе. То, что мы должны стремиться обнаружить, - это конкретная причина, которая вызывает каждый вид процесса. Если бы мы могли обнаружить причину в одном-единственном случае, весьма вероятно, что было бы обнаружено, что она распространяется на большое количество других случаев.

Дриш сформулировал гипотезу развития в своей *Аналитической теории*, но модифицировал ее в нескольких более поздних работах. Трудно в нескольких словах передать тонкий анализ, который Дриш сделал с феноменами развития. Его аналитическая теория основана на утверждении, что предполагаемая ценность каждого бластомера зависит от его положения в целом. Под "функцией" подразумевается "отношение зависимости общего неизвестного вида". Эта идея связана со следующей, а именно, что любой бластомер можно заменить любым другим без изменения конечного результата. Предполагается, что несколько элементарных процессов "заданы" в структуре или составе яйца. Каждый элементарный процесс является результатом причины, и каждый элементарный процесс должен высвобождать последующие причины, — *т.е.* Если присутствует организация фазы А, то присутствует и одна из причин следующей фазы Б. Первым элементарным процессом является расщепление, которое инициируется ("ausgelöst") оплодотворением. После того, как произошло определенное количество делений, процесс расщепления подходит к концу. Это привело к образованию ряда клеток с похожими ядрами, но с другой структурой плазмы, и в результате получилась стадия бластулы. Органы, формирование которых начинается со стадии бластулы, называются первичными органами; архентерон, мезенхима, реснитчатая перевязь и рот эмбриона морского ежа принадлежат к этому классу. Вторичные органы - это те, которые возникают из первичных, как, например, желчные мешки у эмбриона морского ежа. Первичные органы запускаются путем высвобождения ("Auslösung") нового элементарного процесса в бластуле, а позже вторичные органы запускаются новыми элементарными процессами, возникающими в гастролу, которые не могут проявиться до тех пор, пока сама стадия гастролы не станет отправной точкой. Другими словами, элементарные процессы, которые "даны" в яйцеклетке, могут вступить в действие или освободиться только после того, как наступит определенная стадия существования. Это означает, что мы должны думать о каждом органе, реагирующем на стимул, как о том, что у него есть возможность получить этот стимул, а также ответить на него. Даже в неорганической природе каждая реакция должна зависеть от определенной восприимчивости и конкретного ответа. Дриш предполагает, что восприимчивость находится в протоплазме, а способность реагировать - в ядре каждой клетки. Таким образом, он пытается преодолеть трудность, заключающуюся в том, что ядро в каждой клетке является носителем совокупности всего "Анлагена"; но поскольку оно окружено специфической плазмой, оно в состоянии воспринимать только определенные стимулы и, следовательно, может реагировать только на определенные причины.

В специфической природе цитоплазмы клетки заключается потенциальный потенциал каждого органа, а возможности каждой клетки ограничены ее плазмой; клетка становится все более и более ограниченной по мере развития. Таким образом, можно сказать, что в ходе развития клетки становятся фактически ограниченными в своих возможностях, хотя они все еще могут сохранять внутри себя, в ядре, потенциальные возможности всего организма.

В ходе развития каждая причинная реакция приводит не только к химически специфическим различиям и, таким образом, делает возможным внедрение новых элементарных процессов, но и

сама реакция приводит к уменьшению возможностей клетки, потому что теперь каждая клетка будет реагировать только на более ограниченный набор причин. Мы можем сказать, что элементарный процесс является не только причиной следующего изменения, но и в силу своей специфической природы является начальной стадией будущих реакций. Развитие происходит на основе нескольких заранее заданных условий, которые заложены в структуре яйцеклетки, и эти условия, реагируя друг на друга, порождают новые условия, а они, в свою очередь, могут реагировать на первые и т.д. С каждым следствием одновременно возникает новая причина и возможность нового специфического действия, *т.е.* развития специфической станции приема стимулов. Таким образом, из простых условий, существующих в яйцеклетке, развивается сложная форма эмбриона.

В этом кратком изложении некоторых существенных черт гипотезы Дриша я опустил некоторые части, которые, как мне кажется, выходят за рамки допустимой области научной гипотезы, — такие, например, как причинно-следственная гармония реакций; а другие части были опущены, потому что они невероятны в свете более поздних работ. Было бы нетрудно показать, что на каждом этапе аргументации возникает множество трудностей, или показать, насколько слаба фактическая база для поддержки некоторых гипотез. Фактически, сам Дриш очень сильно изменил некоторые взгляды своей *Аналитической теории* в своих более поздних работах. Однако не следует упускать из виду достоинства этого анализа, поскольку это одна из первых философских попыток показать, как в свете недавних открытий процесс эпигенетического развития может получить причинно-следственную интерпретацию. Даже если аргумент потерпит крах, гипотеза останется интересным вкладом, открывающим путь к новым точкам зрения на процесс развития. В более поздних работах, особенно в тех, которые касаются локализации морфогенетических процессов, Дриш пытается показать, что определенные экспериментальные результаты *демонстрируют*, что при развитии организма из яйцеклетки, а также в процессе регенерации действует виталистический принцип. Он основывает свой аргумент на результатах эксперимента, в ходе которого гастролу яйца морского ежа разрезали надвое, как уже описано на стр. 234. На момент проведения эксперимента архентерон еще не разделился на три характерные части. Задняя часть, которая содержит заднюю часть архентерона (передняя часть была удалена вместе с передней частью), производит новый цельный эмбрион меньшего размера, у которого архентерон разделен на три части, которые находятся в той же пропорции друг к другу и ко всему эмбриону, что и те же подразделения нормального архентерона. Это пропорциональное образование частей архентерона в меньшем масштабе, утверждает Дриш, не может быть объяснено ни одним известным химическим или физическим принципом. Следовательно, здесь должен быть задействован принцип иного рода, и это Дриш называет виталистическим принципом.

Следует отметить, что эта иллюстрация, выбранная Дришем, является лишь примером всего пропорционального развития, которое многие наблюдатели описывают как происходящее у частей эмбрионов. Это всего лишь поразительный пример того, что было также известно во многих случаях регенерации, когда из маленьких кусочков образуются целые структуры, и в этой демонстрации виталистического принципа нет ничего нового или поразительного. Факт может быть сформулирован по-другому, а именно. пропорциональное развитие органа в определенных пределах является самодетерминирующим или определяется его размером. Виталистический принцип, который, по мнению Дриша, демонстрируется в этих результатах, — это теперь знакомый процесс получения типичной структуры из кусочка меньшего размера в меньшем масштабе; явление, на которое ряд других авторов уже обращали внимание как на одно из самых замечательных явлений, связанных с регенерацией кусочков взрослого организма или яйцеклетки.

Что-то в этом роде, должно быть, имели в виду зоологи старшего поколения, когда говорили о “формообразующих силах” как о свойственных живым существам. Против использования слова “сила” в этой связи часто возражали, и не без оснований; поскольку это, по-видимому, подразумевает, что действие относится к тому виду, для обозначения которого физик использует

слово “сила”. Фундаментальный вопрос заключается в том, является ли развитие определенной формы результатом действия одной или нескольких “сил”, или же это явление, принадлежащее к совершенно иной категории, чем все, что известно химику и физику. Если мы утверждаем, что каждому виду живой субстанции свойственно принимать при определенных условиях более или менее постоянную специфическую форму, мы лишь переформулируем результат, не относя процесс к какой-либо более известной группе явлений. Если мы попытаемся выйти за рамки этого и порассуждать о связанных с этим принципах, у нас будет очень мало ориентиров. Мы можем, однако, с некоторой уверенностью заявить, что в настоящее время мы не можем понять, как какие-либо известные принципы химии или физики могут объяснить развитие определенной формы организмом или частью организма. На самом деле, мы можем даже пойти дальше и заявить, что это, по-видимому, явление, полностью выходящее за рамки законного объяснения, точно так же, как и сами многие физические и химические явления, даже самого простого рода. Называть это виталистическим принципом, я думаю, вводит в заблуждение. Мы не можем сделать ничего, кроме как заявить, что обнаружили нечто, присутствующее в живых существах, что мы не можем объяснить и, возможно, даже не надеемся объяснить с помощью известных физических законов.

Уилсон ('94) также отверг гипотезу Ру о качественном делении ядра и придерживается точки зрения о тотипотентности ранних бластомеров. Он также выдвинул точку зрения, что в процессе развития происходит прогрессирующая дифференцировка клеток. В более позднем материале ('96) он принимает “точку зрения Хертвига и Дриша о том, что различные степени частичного развития, начинающиеся с яйца иглокожего и достигающие кульминации у гастропода, могут быть обусловлены различными условиями цитоплазмы яйца у разных форм”. Уилсон указывает, что ряд форм, представленных на одном конце *amphioxus*, а на другом - гребенчатым моллюском и гастроподом, может быть подведен под общую точку зрения, “поскольку несомненно, что развитие должно носить фундаментально одинаковый характер на протяжении всего ряда, а различия должны быть второстепенными”.

Если мы отвергнем, как это сделали некоторые исследователи экспериментальной эмбриологии и регенерации, идею Ру-Вейсмана о существовании предварительно сформированных зачатков в ядре, а также идею Хертвига об эквивалентности первично сформированных бластомеров и виталистический принцип Дриша, какую позицию мы можем занять в отношении проблемы развития? Мы можем, по крайней мере, попытаться сформулировать нашу нынешнюю позицию.

Следует предположить, что в яйцеклетке существует организация такого рода, что она может разделяться во время расщепления, не теряя при этом своего первичного характера. Восстановление клеток после каждого деления с помощью протоплазматических связей указывает на то, как это может быть возможно. Следует полагать, что организация тела такова, что факторы, определяющие спайность, могут отличаться от тех, которые определяют срединную плоскость тела. Это продемонстрировано экспериментом Пфлюгера, в котором положение плоскостей расщепления изменено, но эмбрион появляется по отношению к первичным меридианам. Первообразующиеся бластомеры, образующиеся в результате деления яйцеклетки, по-видимому, не являются строго эквивалентными, но они, по-видимому, по крайней мере в большинстве случаев тотипотентны. Характеристики каждой части протоплазмы могут быть фактором, определяющим, какого рода структура может получиться из этой части яйцеклетки, но за этим кроется фундаментальный характер самой протоплазмы, который определяет, на что способна каждая часть в ее отношении к целому. Разделение ядра, по-видимому, во всех случаях является точным количественным разделением, и есть некоторые свидетельства того, что все ранние ядра эквивалентны — или, по крайней мере, тотипотентны. Протоплазма часто делится на непохожие части, и тип цитоплазмы, содержащейся в той или иной части, может ограничивать, а может и не ограничивать возможности каждой части.

Один из наиболее важных фактов, связанных с организацией, заключается в том, что часть, отделенная от остальных, может стать новым целым, и это, по-видимому, фундаментальная особенность живых существ. Аналогии, возможно, можно найти в неорганических явлениях, как, например, в шторме, разделяющемся на две или более части, и в каждой развивается свой собственный центр шторма, или когда взвешенная капля разделяется и каждая половина становится новой сферой; но в этих сравнениях отсутствуют некоторые существенные черты органического явления.

По мере развития происходят прогрессивные изменения, так что однажды пройденная стадия не повторяется, если часть отделить от остальных, как показано в экспериментах Дриша с бластулой и гастролой морского ежа и морской звезды, а также методом развития частей взрослой особи, которые не проходят эмбриональных стадий. По мере изменения протоплазмы могут возникать новые условия, либо потому, что на протоплазму в ее новой форме могут воздействовать те внутренние или внешние условия, на которые она изначально не реагировала, как предположил Дриш, либо, что я считаю столь же вероятным, потому что серия реакций, начавшихся с первого шага в развитии, протекает таким же образом, как начавшаяся химическая реакция может проходить через длинный ряд стадий в зависимости от природы вещества. Разница между этими взглядами заключается в том, что первая предполагает, что скрытые вещества, или элементарные процессы, или силы, как бы они ни назывались, присутствуют в яйцеклетке и начинают действовать, когда появляется среда, реагирующая на них; другая идея предполагает, что весь процесс начинается с первого изменения и, однажды начавшись, имеет такой характер, что продолжается до конца через регулярную серию стадий. Обе точки зрения являются предположениями и, возможно, в конечном счете сводятся к одному и тому же.

При любой теории развития ядро нельзя не принимать во внимание, поскольку имеющиеся у нас сейчас данные показывают, что через ядро может передаваться даже самая тривиальная особенность одного из родителей, а возможно, и обоих. Это привело к тому, что ряд зоологов стали рассматривать ядро как орган, содержащий специфические элементы, соответствующие элементам особи, от которой произошло ядро, но наследование через ядро является не большей демонстрацией существования предформированных элементов самца, чем общие факты эмбриологии являются демонстрацией предформирования. Все, что мы можем с полным основанием заключить, - это то, что вещество ядра таково, что оно определенным образом воздействует на цитоплазму и определяет, по крайней мере частично, ее дифференцировку. Постоянно накапливаются доказательства того, что в процессе развития происходит обмен материалом между ядром и протоплазмой, и нетрудно сделать вывод, что характер как ядра, так и протоплазмы изменяется в результате обмена материалом. Если это признать, то тот факт, что гибрид находится на полпути между своими родителями, не более примечателен, чем то, что партеногенетическая яйцеклетка производит форму, подобную форме особи, от которой она произошла.

Как мы видели, некоторые авторы придерживаются точки зрения, что ядра являются хранилищами недифференцированной зародышевой плазмы и повсюду сохраняют общую сумму "Анлагена" ядра яйцеклетки. Я не знаю никаких доказательств того, что ядро менее изменено в этом отношении, чем остальная часть клетки. Напротив, мне кажется, что можно было бы привести справедливые доводы в пользу точки зрения, что ядро и цитоплазма не могут быть противопоставлены таким образом, и что изменение в цитоплазме может также включать в себя изменение в ядре.

Феномены регенерации снова и снова показывают, что дифференцированные клетки могут преобразовываться в структуры, полностью отличные от тех, какими они были, как показано на примере развития хрусталика из края радужной оболочки и образования новой гидры, или канальца, из фрагмента старой. Я думаю, что это произвольное допущение - предполагать, что это вызвано запасным веществом в ядре для производства новых яйцеклеток и сперматозоидов у

животного из клеток, которые сами прошли через большинство ранних эмбриональных изменений и были частями эмбриональных органов, показывает, что, хотя протоплазма может изменяться на протяжении этих стадий, она все равно может вернуться к исходной точке, и нет ничего, что указывало бы на то, что это возвращение вызвано ядром. Я не могу не думать, что Дриш был предвзят современным мнением, когда он принял в качестве одной из основ своей аналитической теории точку зрения о том, что ядро содержит весь “Анлаген” всего организма и что только протоплазма претерпевает прогрессивные изменения.

Центральной проблемой эмбриологии является определение того, что является причиной или причины дифференцировки. Наш анализ приводит нас к ответу, что это результат деятельности организации; но что такое организация? Следует признать, что это вопрос, на который мы не можем ответить. При таком рассмотрении проблема развития кажется неразрешимой загадкой; но это может быть потому, что мы задали вопрос, на который не имеем права ожидать ответа. Если бы физика спросили, что такое гравитация, он не смог бы дать ответа, но, тем не менее, одним из величайших открытий физики является закон всемирного тяготения. Если бы мы могли ответить на вопрос о том, что такое организация, которой мы приписываем фундаментальный феномен развития, возможно, больше ничего не оставалось бы выяснять в развитии животных. К счастью, существует иная, более безопасная точка зрения. Есть и другие вопросы, на которые мы можем ожидать ответа. Поскольку физик не может сказать, что такое гравитация, он не отвергает этот термин и не отчаивается получить знания о том, как она действует. Если наш анализ проблемы развития приводит нас к идее организации, существующей в яйцеклетке, наша следующая проблема состоит в том, чтобы выяснить, как она действует в процессе развития. Большинство результатов, описанных в нескольких предыдущих главах, кое-чему научили нас о том, как ведет себя организация. Мы обнаружили, что на него могут влиять внешние обстоятельства, даже до такой степени, что его полярность может поменяться местами. Мы видели, что если организованная структура разбита на части, то каждая часть может реорганизоваться в новое целое. Наиболее знакомая и в то же время наиболее трудная для понимания вещь заключается в том, что организация такого рода, что она обладает свойством проходить через определенную серию стадий, ведущих к типичному результату, и, достигнув своей цели - выбрасывать организованные тела, или зародышевые клетки, которые снова начинаются с исходной точки и проходят через тот же цикл. Действие организма иногда сравнивают с действием машины, но мы не знаем ни одной машины, которая обладала бы свойством воспроизводить себя с помощью частей, отделенных от нее самой.

Таковы некоторые из наиболее характерных явлений, демонстрируемых организацией. В заключительной главе будут дополнительно обсуждены некоторые из вопросов, которые были предложены в связи с методом действий организации.

ГЛАВА XIII

ТЕОРИИ ВОЗРОЖДЕНИЯ

Ит Важно отметить, что теория предварительного формирования эмбриона в яйцеклетке, которая была широко распространена в семнадцатом и восемнадцатом веках, а также в первой половине девятнадцатого века, сразу же была применена к объяснению регенерации животных, когда об этом процессе стало известно. Бонне в 1745 году попытался объяснить недавно открытые факты, касающиеся регенерации животных, с помощью теории предварительного формирования. Точно так же, как предполагалось, что яйцеклетка содержит предварительно сформированный зародыш, он воображал, что во взрослом животном скрыты латентные зародыши. Сначала Боннет подумал, что эти зародыши, должно быть, цельные зародыши, подобные тем, что содержатся в зародышевых клетках репродуктивных органов, и что из каждого зародыша развивается ровно столько, сколько необходимо для замены недостающей части. Позже, однако, он признал, что зародыши могут быть неполными зародышами, которые так расположены в каждой области, что представляют части тела за пределами этой области. *Цель* этих микробов - восполнить любые случайные повреждения животного. Он указал, что некоторые животные более подвержены травмам, чем другие, и эти животные, по его мнению, особенно хорошо снабжены микробами. Поскольку у некоторых животных одна и та же часть может заменяться несколько раз, Бонне предположил, что в каждом случае пробуждается новый зародыш. У этих животных присутствует столько наборов микробов, сколько раз животное может быть травмировано в течение своей естественной жизни.

Боннет обнаружил, что в *lumbriculus* новая голова и новый хвост могут появиться практически на любом уровне, если червя разрезать надвое, и, следовательно, он предположил, что зачатки головы и зачатки хвоста присутствуют по всему червю. Но почему, если это так, зародыш головы всегда должен развиваться на переднем конце, а зародыш хвоста - на заднем конце куска, отрезанного от тела? Острый ум Боннета понял, что необходимо сделать еще одно предположение. Он предположил, что жидкости тела, проходящие вперед, несут питательные вещества для головы. Когда червя разрезают надвое, эти вещества задерживаются на передней поверхности разреза и, накапливаясь там, воздействуют на скрытый зародыш головки и, питая его, вызывают его развитие. Соответственно, питательные вещества для хвоста оттекают назад и, накапливаясь на задней поверхности среза, пробуждают к активности зародыш хвоста.

Часть тела, в которой, как предполагается, вырабатываются эти питательные вещества, конкретно не указана, но в одном отрывке Боннет говорит, что жидкости, которые текут к голове, расходуются в этом органе, и мы можем сделать вывод, что он придерживался аналогичной точки зрения в отношении задней области. Он не предлагает никакого объяснения причины движения этих веществ в заданном направлении, и в этом отношении его гипотезе не хватает поддержки там, где она наиболее необходима. Фактически, то, что зародыш головки всегда должен развиваться на переднем конце, а зародыш хвоста - на заднем, не более невероятно, чем то, что вещества, образующие головку, должны течь в одном направлении, а хвостообразующие - в другом. Не то чтобы стоило возражать против гипотезы Боннета на том основании, что она не объясняет всего, но стоит отметить, что она дает только видимость объяснения и что она снимает весь вопрос, предполагая, что определенные питательные жидкости текут в определенных направлениях. Что касается крови, то мы знаем, что различные части тела берут из нее те вещества или жидкости, которые они используют, а не то, что особые жидкости поступают в определенные регионы. Вполне вероятно, что Бонне думал о крови, а не о каких-либо других более тонких жидкостях, проходящих через ткани; и если это так, то мы ничего не знаем о поведении крови, что подтверждало бы идею Бонне.

Боннет заботливо заявляет, что предварительно сформированные зародыши могут не казаться нам миниатюрными копиями той части, в которую они развиваются, но они устроены так, что по мере того, как они поглощают питание и становятся больше, они принимают характерную форму.

Вейсман, который также принял гипотезу предварительного формирования для объяснения развития яйцеклетки, применил ту же концепцию предварительного формирования к процессу регенерации. Он считает, что частичные, скрытые микробы присутствуют в различных частях тела, и что эти микробы особенно присутствуют у животных, которые подвержены травмам, и в тех частях тела, которые могут пострадать в результате несчастных случаев. В этих существенных отношениях идея Вейсмана совпадает с идеей Бонне; но в отношении местоположения микробов и способа их пробуждения, а также того, как формы, подверженные повреждению, приобрели способность к регенерации, Вейсман придерживается более современных стандартов. Он считает, что зародыши находятся в ядре. Предполагается, что те, которые вызывают развитие яйцеклетки, отличаются от тех, которые вызывают регенерацию, потому что метод регенерации обычно отличается от метода развития яйцеклетки.

Регенерация, по мнению Вейсмана, вызывается латентными клетками, содержащими предварительно сформированные зародыши в хромосомах ядра. Эти микробы называются детерминантами. Поскольку на каждом уровне у животного или в части животного может происходить регенерация и замещать недостающую часть, предполагается, что зародыши соответственно различаются на каждом уровне и представляют все части, расположенные дистальнее этой области. Вейсман не предполагает, что на каждом уровне есть по одному зародышу, представляющему все дистальные отделы, но что в каждом слое, или органе, или части есть много клеток, содержащих зародыши, соответствующие дистальным областям. Качества скрытых клеток определяются с помощью качественных делений цветового материала ядра. Более того, поскольку новая часть может сама регенерироваться, делается дальнейшее предположение, что во время регенерации на каждом уровне закладываются новые вспомогательные или скрытые клетки. Предполагается, что это вызвано количественным делением каждого зародыша после того, как он достиг своего окончательного положения в новой части.

Общее отношение Вейсмана к проблеме регенерации резюмируется в следующих утверждениях: “Я полагаю, из тех явлений регенерации, с которыми мы знакомы, можно с уверенностью заключить, что *способность к регенерации не является первичным качеством организма, но что это феномен адаптации*”. Опять же, “Следовательно, не существует такой вещи, как общая способность к регенерации; у каждого вида животных эта способность распределяется в соответствии с потребностью в регенерации в рассматриваемой части”. “Следовательно, мы приходим к выводу, что общая способность всех частей к регенерации, возможно, была приобретена путем отбора у низших и более простых форм и что она медленно снижалась в ходе филогенеза в соответствии с увеличением сложности организации, но, с другой стороны, она может быть увеличена специальными избирательными процессами на каждой стадии ее вырождения в случае определенных частей, которые физиологически важны и в то же время часто подвергаются утрате”.

Доказательства, приведенные на предыдущих страницах, приводят, я думаю, к прямо противоположным выводам, и, по крайней мере, в некоторых случаях было показано, что не может быть никакой связи между способностью к регенерации и степенью подверженности детали повреждению или потере. Нет необходимости углубляться здесь в этот вопрос, поскольку он уже обсуждался в главе V.

Утверждение Вейсмана о том, что способность к регенерации уменьшилась “в соответствии с увеличением сложности детали”, ни в коем случае нельзя принять полностью. Если сложность части такова, что часть не может поддерживать себя самостоятельно, пока не произойдет регенерация, или если открытая поверхность раны такова, что ее невозможно закрыть, или если новая часть не может получать надлежащее питание, или если ткани изменились таким образом,

что их клетки больше не могут размножаться, то утверждение, в определенной степени, верно. С другой стороны, когда мы обнаруживаем, что один из самых сложных органов тела, глаз, может регенерироваться у саламандры, если только часть зрительной чашечки остается прикрепленной к нерву, мы вполне можем усомниться в существовании какой-либо прямой и общей связи между регенерацией и сложностью, как утверждает Вейсман.

Так называемый "механизм" качественного ядерного разделения Вейсмана лежит в основе его концепции предварительного формирования. Я думаю, в настоящее время мы в состоянии отвергнуть не только эту концепцию, поскольку она не находит подтверждения ни в наблюдениях, ни в экспериментах, но и его точку зрения о том, что регенерация вызывается латентными клетками; поскольку в большом количестве случаев было показано, что новые клетки происходят непосредственно из старых, дифференцированных. В предыдущей главе указывалось, что идея Вейсмана о том, что регенерация была приобретена в процессе естественного отбора и находится под влиянием этого предполагаемого агента, находится в прямом противоречии с рядом известных фактов. В этих обстоятельствах, я думаю, мы вправе заключить, что вся точка зрения вейсманианца неверна.

Процесс регенерации часто сравнивали с процессом, посредством которого завершается самовосстановление разбитого кристалла. Герберт Спенсер, в частности, развил эту идею. В своей книге о *принципах биологии* он говорит: "Что мы должны сказать о способности организма восстанавливать себя, когда одна из его частей отсекается? Относится ли это к тому же порядку, что и способность поврежденного кристалла восстанавливать себя? В любом случае новое вещество откладывается таким образом, чтобы восстановить первоначальные очертания. И если в случае кристалла мы говорим, что весь агрегат оказывает на свои части силу, которая заставляет вновь интегрированные молекулы принимать определенную форму, то в случае организма мы, по-видимому, вынуждены предположить аналогичную силу". Спенсер обратил внимание на внешнее сходство между обновлением части кристалла и регенерацией животного и, не вдаваясь в дальнейшие исследования глубоких различий между процессами, предположил, что действуют "аналогичные силы". Теперь, когда мы знаем кое-что больше об обоих процессах, мы обнаруживаем, что так много совершенно разного, что не остается никаких оснований для вывода Спенсера, а именно, что должны присутствовать аналогичные силы. Более того, утверждение Спенсера о том, что вся кристаллическая совокупность оказывает на свои части какое-то воздействие, диаметрально противоположно нашему представлению о методе "выращивания" кристалла в насыщенном растворе. Новый материал всегда добавляется на поверхность кристалла, и рост каждой точки определяется самостоятельно. Нет центральной силы, которая контролирует нанесение нового материала в различных областях. Работа Раубера над так называемой регенерацией кристалла дала нам более четкое представление о том, как осуществляется этот процесс. Он показал, что когда кусок отламывается от кристалла и кристалл подвешивается в насыщенном растворе того же вещества, он становится больше за счет осаждения нового материала *на всех его поверхностях*. Добавление нового материала по поверхности среза может происходить быстрее, чем где-либо еще, но не следует предполагать, что происходит более быстрый "рост" для придания кристаллу завершенной формы, поскольку рост по поверхности среза следует точно тем же законам, которые регулируют "рост" по всем другим поверхностям, происходящий одновременно. В этом отношении мы обнаруживаем существенное различие между регенерацией кристалла и регенерацией животного, поскольку у последнего рост происходит только по поверхности среза; а у форм, которые регенерируют путем разрастания, за счет старого материала, так что старый материал соответственно уменьшается по мере увеличения новой части. Регенерация может происходить даже у животного, лишенного всякой пищи, а также у того, которое умирает от голода и уменьшается в размерах. В тех формах, которые восстанавливаются путем изменения формы всего изделия до характерной для типичной формы, процесс не имеет ни малейшего сходства с процессом в кристалле. Со всех точек зрения настолько очевидно, что

сравнение носит исключительно поверхностный характер, что указывать на дальнейшие различия между этими двумя процессами кажется бесполезным.

Пфлюгер ('83) вкратце изложил гипотезу, объясняющую процесс регенерации. Он утверждает, что, поскольку всегда заменяется именно то, что утрачено, новая часть не может возникнуть из ранее существовавшего целого зародыша. Если, например, отрезать ногу саламандры на любом уровне, возвращается столько, сколько было удалено. Предположение о зародыше ножки недостаточно для объяснения того факта, что возвращается только столько, сколько было потеряно, и не всегда целая ножка. Поэтому Пфлюгер предлагает другую гипотезу. Он предполагает, что пищевой материал всасывается с поврежденной поверхности и организуется в вещество новой части. Новый материал укладывается на поверхность старого материала, а затем организуется в ткань, которая находится непосредственно за пределами этой области во всей конечности. На этот первый слой наносится новый слой, который образует следующую часть конечности, и так далее, пока не будет заменена вся недостающая часть. Пфлюгер не дает никакого представления о том, как новый материал откладывается на поверхности разреза, но из того, что мы знаем о гистологии процесса, мы должны предположить, если примем интерпретацию Пфлюгера, что новые клетки продуцируются старыми, и что эти новые клетки образуют последовательные слои, из которых образуется новая конечность. Пфлюгер говорит о организующей молекулярной силе, которая, как мы можем только предполагать, в свете только что сказанного, действует от клетки к клетке через непрерывную протоплазму. Пфлюгер также указал, что в определенных случаях организация может происходить только в определенном направлении, то есть в некоторых формах регенерация может происходить с одной стороны поверхности разреза, но не с другой. Он интерпретирует это как результат поляризации протоплазмы, когда одна поверхность имеет особенности, отсутствующие на другой.

Существуют определенные возражения против гипотезы Пфлюгера, которые напрашиваются сами собой. Во-первых, новая деталь во многих случаях не заменяет все, что было удалено, и, следовательно, трудно понять, как могло бы происходить наращивание таким образом, как предполагает Пфлюгер. В этих случаях новый материал образует только дистальный конец удаленной детали, а отношение старой детали к новой имеет второстепенное значение. Опять же, в случаях гетероморфоза, например, когда хвост развивается на передней поверхности среза куска дождевого червя, результат должен быть обусловлен совершенно иными факторами, чем те, которые были предложены Пфлюгером. На самом деле полученные результаты прямо противоположны тому, чего требует гипотеза. Более того, когда вся часть превращается в совершенно новый организм, в процессе очень мало что указывает на изменение, подобное тому, которое постулировал Пфлюгер. С другой стороны, не может быть особых сомнений в том, что старая часть может оказывать некоторое влияние, и в определенных случаях очень важное влияние на новую часть, но является ли это чисто молекулярным влиянием, остается под вопросом. Каким бы образом это влияние ни проявлялось, оно является лишь одним из ряда факторов, влияющих на результат. Количество нового материала, которое образуется до начала создания новой детали, по-видимому, также является фактором; и именно он определяет, сколько недостающей детали может быть заменено, а это, в свою очередь, по-видимому, связано с наименьшим размером организации, который может быть создан. Дистальный конец новой части всегда образует дистальный конец органа, который должен быть произведен. Если образовалось достаточно нового материала (до того, как произойдет формирование новой детали), чтобы произвести всю недостающую деталь, последняя формируется, но если материала недостаточно для создания всей конструкции, то формируется как можно больше дистального конца. В некоторых случаях, как у планарий, недостающие промежуточные участки могут впоследствии развиваться позади дистальной части, которая образуется первой.

Сакс отстаивал точку зрения, которая во многом схожа с точкой зрения Бонне, хотя на самом деле это вообще не теория преобразования, а теория чистого эпигенеза. Его идея основана на представлении о том, что форма растения или животного является выражением вида материала, из

которого оно состоит. Любое изменение в его материале приводит к соответствующему изменению формы новых деталей. Сакс считает, что идея многих морфологов о том, что для каждого организма существует определенная форма, которая стремится выразить себя и которая контролирует развитие организма, является метафизической идеей, не имеющей под собой почвы в науке. Например, Сакс считает, что цветочные почки растения развиваются не из-за какой-то врожденной мистической силы, которая заставляет растение приобретать свою типичную форму, а потому, что в листьях вырабатывается некое вещество, которое, будучи перенесенным в область произрастания, становится там частью материала этой области, и из этого нового материала формируется цветок. Какой бы простой и ясной ни казалась эта гипотеза на первый взгляд, при более тщательном рассмотрении обнаружится, что она не объясняет некоторые из наиболее характерных явлений развития и регенерации. С самого начала можно допустить, что присутствие определенных веществ, несомненно, может влиять на характер роста новой части; но, с другой стороны, одной из наиболее характерных черт организма является то, что он утверждает свою специфическую природу в довольно широком диапазоне изменений и, в целом, сопротивляется влиянию веществ иного рода, чем те, которые связаны с его обычной жизнью. В то время как Сакс не смотрел дальше материального субстрата и предполагал, что любое изменение в нем изменяет форму, в настоящее время имеется достаточно доказательств, чтобы показать, что именно *структура* материала определяет наиболее важные изменения, которые в нем происходят. Это означает, если мы попытаемся лишить утверждение его несколько метафизического вида, что материал организма - это не просто смесь различных видов материалов, но особый вид субстанции, имеющий свою собственную определенную структуру. Эта структура, конечно, может быть изменена, но только путем добавления материалов, которые структура может принимать как часть самой себя. Если материал не становится частью структуры или организации, это никак не влияет на форму.^[130] Мое значение, пожалуй, лучше всего можно проиллюстрировать методом восстановления хвоста рыбы с наклонной поверхности среза. Рост новой части не определяется видом или количеством нового материала, который поступает в растущую часть, ибо, если бы это было так, новая часть росла бы с одинаковой скоростью в каждой точке; но рост новой части регулируется формой хвоста каждого конкретного вида рыб. Структура новой детали контролирует рост материала новой детали, а не наоборот. Я полагаю, что единственная интерпретация, которая может быть дана этому результату, заключается в том, что новый материал приобретает определенную структуру, или то, что мы можем назвать организацией, и последующие изменения контролируются существующей структурой; и поскольку эта структура в целом имеет определенную форму, мы можем утверждать, что форма контролирует материал, хотя замена слова "форма" словом "структура нового материала" может придать утверждению неудачный метафизический вид.

Чтобы объяснить регенерацию части растения, Сакс предполагает, что растение вырабатывает два вещества: одно вещество, образующее стебель (или лист), а другое вещество, образующее корень. Если какое-либо из этих веществ соединяется с протоплазмой какой-либо части, из этой части образуется стебель или корень. Когда с растения срезают часть стебля, эти два вещества накапливаются, одно на дистальном конце, а другое на проксимальном конце куска, и их присутствие в этих областях определяет развитие новых побегов на верхушке или вблизи нее, а также новых корней у основания. Сакс попытался показать, что направление потока этих двух веществ определяется действием силы тяжести— более легкое вещество течет к более высоким частям, а более тяжелое - к более низким. Мы находим здесь воспроизведенную идею Бонне о специфических веществах, текущих в определенных направлениях; но Сакс идет дальше и дает объяснение причины различных направлений, принимаемых двумя видами веществ, а именно. что это происходит из-за действия силы тяжести. Фехтинг показал, как мы видели, после тщательного изучения метода развития частей растений, что гипотеза Сакса не объясняет результаты; и он показывает также, что внутренний фактор, который он называет поляризацией, оказывает наиболее важное влияние на регенерацию.

Нетрудно показать, что есть много других случаев, к которым гипотеза о материале неприменима. Если, как пытался показать Боннет, регенерация происходит за счет разных веществ, то нет объяснения, объясняющего движение у животных веществ, формирующих голову, вперед, а веществ, формирующих хвост, назад. У животных, которые регенерируют латерально, а также спереди и сзади, мы должны быть вынуждены предполагать бокообразующие вещества, а также вещества, формирующие голову и хвост; и поскольку типы структур, которые образуются сбоку, различны на каждом уровне, мы должны быть вынуждены предположить, что существует много видов боковых веществ. Если регенерация может происходить в спинном и брюшном направлении, как, например, при регенерации спинного и анального плавников костистых рыб, то также должны быть материалы, отвечающие за их развитие. Когда регенерация происходит с наклонной поверхности, следует предположить, что в действие приводятся два или более таких материала. С точки зрения Сакс, регенерация той части конечности саламандры, которая была отрезана, также представляет трудности. Если мы предположим, что вещество, формирующее ножку, не учитывает разницу в результате на каждом уровне. Если мы предположим, что в игру вступают различные вещества в зависимости от размера отрезанной ножки, гипотеза становится такой же сложной, как и факты, которые она пытается объяснить.

Особым случаем, к которому Леб и Дриш применили гипотезу вещества, является случай тубулярии, хотя последний автор использовал гипотезу лишь в ограниченной степени, поскольку она предполагает получение количественных, а не качественных результатов. В гидранте и стебле тубулярии присутствует красный пигмент в виде гранул в клетках энтодермы. В стебле около гидранта красного пигмента больше, чем в других местах. Если отрезать кусочек стебля, он закрывает срезанные концы, и в центральной полости начинается циркуляция жидкости. В этой жидкости теперь появляются шарики, содержащие гранулы красного пигмента. Глобулы, по-видимому, представляют собой свободные энтодермальные клетки или их части, которые были высвобождены в центральной полости. В течение двадцати четырех часов у одного конца стебля начинает появляться новый гидрант, и в этой области стебля появляется гораздо большее количество гранул. Чуть позже все красные гранулы исчезают из кровообращения.

Дриш предположил, что красные гранулы циркуляции становятся частью стенки нового гидранта. Исчезновение красных гранул в это время из обращения, по-видимому, придает цвет этой точке зрения. Но, с другой стороны, я нашел доказательства, показывающие, что эта интерпретация неверна. Во-первых, гранулы, которые исчезают из кровообращения, могут быть обнаружены лежащими в виде шарика в пищеварительном тракте новообразованного гидранта; следовательно, их исчезновение можно объяснить, и мы обнаруживаем, что они не всасываются или, по крайней мере, в значительной части, не всасываются образующимся гидрантом.^[131] Во-вторых, наблюдается значительное увеличение количества энтодермальных клеток в области, в которой вот-вот появится гидрант, и возникающее в результате утолщение происходит за некоторое время до того, как гранулы начинают исчезать из кровообращения. Новые гранулы появляются в новых клетках энтодермы и, предположительно, образуются ими. Опять же, гидрант, который развивается позже на дистальном конце, появляется, когда в циркулирующей жидкости нет гранул, и все же гидрант может содержать столько же красного пигмента, сколько и проксимальный. Наконец, появление очень коротких кусочков показывает, что во время образования нового гидранта количество красных гранул в куске значительно увеличивается, поскольку в новом гидранте их содержится намного больше, чем присутствовало во всем куске на момент его удаления.

Леб имел в виду не красные гранулы в циркулирующей жидкости, а просто красный пигмент, который присутствует в стенках изделия. Предполагается, что это продвинется в область гидранта и вызовет развитие нового гидранта. Изучение количества гранул в стебле не подтверждает эту идею, а метод формирования одиночных и двойных гидрантов короткими кусочками показывает, что увеличение количества гранул в области гидрантообразования происходит не за счет миграции, а за счет локального образования.

Нельзя отрицать, что определенные вещества могут оказывать влияние на рост определенных частей тела, но, по-видимому, в целом они играют весьма второстепенную роль по сравнению с другими факторами, которые определяют форму организма или развитие части тела. Прекрасные эксперименты Вехтинга ('86) на клубневых растениях показывают, что присутствие избыточного количества пищевых веществ в растении, вызванное искусственным удалением естественных хранилищ такого материала, может воздействовать на определенные части, такие как осевые почки или на стебель, и заставлять их образовывать структуры, которые они не образуют при обычных обстоятельствах. Осевые почки набухают и образуют над землей клубнеподобные тела, особенно если части закрыты и находятся в темноте, поскольку свет замедляет рост клубней всех сортов. Но не следует упускать из виду, что эти почки и стебли структурно такие же, как и удаленные клубневые столоны, и, следовательно, избыток материала накапливается в них таким же образом, как и в обычных условиях в подземных стеблях или столонах. Такая реакция является нормальной для растения, хотя обычно она протекает в другой части.

Предыдущие гипотезы, которые были выдвинуты для объяснения феномена регенерации, привлекают внимание к некоторым из наиболее фундаментальных проблем регенерации, и даже в тех случаях, когда гипотезы не давали удовлетворительного решения проблем, некоторые из них служили благой цели, как для привлечения внимания к важным вопросам, так и для побуждения биологов проводить эксперименты для проверки новых точек зрения. Мы не должны недооценивать их ценность, даже если иногда они не давали решения проблем, поскольку они были полезны хотя бы для устранения определенных возможностей, и это упрощает всю будущую работу. До тех пор, пока гипотеза находится в пределах досягаемости наблюдений и экспериментальной проверки, она может быть полезной, даже если окажется ошибочной; ибо нашему продвижению по запутанной нити явлений помогают не только успехи в правильном направлении, но и все возможности должны быть проверены, прежде чем мы сможем быть уверены, что открыли всю правду. Ценность научной гипотезы, как мне кажется, зависит, во-первых, от возможности проверить ее прямым наблюдением или экспериментом; во-вторых, от того, ведет ли она к прогрессу; и, наконец, от того, исключает ли она определенные возможности.

Эксперименты, описанные в главах II, III, IV, показали, что между явлениями роста и регенерации существует много общего. Было отмечено, что когда можно было показать, что определенные внешние агенты оказывают определяющее влияние на рост, эти же агенты оказывали аналогичное влияние на регенерацию. Это, по-видимому, справедливо и для внутренних факторов, хотя продемонстрировать, что это правда, гораздо сложнее. Наличие большого количества пищевого материала в тканях ускоряет регенерацию точно так же, как рост происходит быстрее в хорошо питаемом организме. Пищу, однако, можно рассматривать скорее как внешний фактор, чем как внутренний. Отличный пример внутреннего фактора обнаруживается во взаимоотношениях частей друг с другом. Это проявляется в развитии части растения, у которой верхушечные почки развиваются быстрее, чем проксимальные, и кажется, что каким-то образом развитие последних сдерживается развитием верхушечных. Другой случай обнаружен при развитии двулопастного хвоста определенных рыб, в котором определенные регионы находятся под контролем, в то время как другие растут с максимальной скоростью.

Любопытно, что, хотя мы можем назвать несколько видов внешних воздействий, влияющих на развитие и регенерацию организмов, единственными открытыми внутренними факторами являются так называемая полярность и взаимосвязь частей. Возможно, сюда также следует добавить специфическую природу определенных частей, ограничивающую возможности нового роста в этих частях, и наличие ядра, необходимого для роста и регенерации организма.

Если признать, что те же факторы, которые влияют на рост, точно так же влияют и на регенерацию, то мы значительно продвинулись вперед. Более того, нам нетрудно понять, как это возможно. Если мы сначала рассмотрим те случаи, в которых рост происходит в одной или нескольких точках, в которых клетки недифференцированы, и сравним это состояние с

состоянием у регенерирующих животных, которые производят новую ткань путем пролиферации, мы можем представить себе, что одни и те же факторы будут действовать на недифференцированную ткань одинаковым образом в обоих случаях. Это не объясняет, что заставляет организм производить новые клетки, которые появляются на открытой поверхности, и мы должны искать другие факторы, объясняющие распространение клеток и локальное размножение клеток на конце среза. Мы находим параллель с теми случаями, когда рост организма происходит по всему телу, у тех животных, у которых регенерация происходит также в старой части. Однако не следует заходить слишком далеко в этом сравнении, поскольку у некоторых форм, как, например, у саламандры, рост животного происходит по всему телу, в то время как регенерация происходит за счет разрастания нового материала. Разница в процессе регенерации у саламандры и у формы, подобной *hydra*, обусловлена не столько неспособностью старых клеток саламандры увеличиваться в количестве по сравнению с клетками *hydra*, сколько, по-видимому, определенной жесткостью тела саламандры, которая предотвращает перестановку частей; и восстановление формы происходит в направлении наименьшего сопротивления, *т.е.* на открытом или разрезанном конце тела.

Регенерация посредством морфаллаксиса происходит только в тех формах, при которых тело не состоит из ряда отдельных частей. Этот вид регенерации происходит в тех организмах, у которых нормальный рост заключается только в увеличении уже имеющейся системы органов. Кусок животного такого вида обычно содержит элементы каждого вида органов, и из них образуются новые части, как путем разрастания на концах среза, так и путем увеличения частей, которые присутствуют в куске. У форм с отдельными сегментами мы обнаруживаем, в некоторых случаях, сходство между нормальным ростом и регенерацией, как показано, например, у дождевого червя. У молодого червя перед последним сегментом присутствует область, или, скорее, часть этого сегмента, из которой формируются новые сегменты. При регенерации заднего конца образуется бугорок новой ткани, и из него развивается несколько сегментов, последний из которых имеет область роста, подобную таковой у молодого червя. Последующие стадии регенерации включают образование новых сегментов из предыдущего, как у молодого червя. На переднем конце молодого червя такой зоны роста нет, и при регенерации переднего конца она не образуется, так что на новом переднем конце присутствуют только сегменты, которые первыми закладываются в новую часть.

Можно провести интересное сравнение между феноменом роста и феноменом сжатия и расширения протоплазмы. Предполагается, что изгиб гелиотропных организмов к свету или в сторону от него и аналогичный изгиб отрицательно стереотропных форм от контакта с твердым телом являются явлениями роста и во многом напоминают явление сжатия. У растения, которое наклоняется к свету, обнаружено, что наиболее очевидное изменение связано с количеством воды с двух сторон стебля, и это, скорее всего, связано с фундаментальным структурным изменением протоплазмы, которое слишком тонко для дальнейшего анализа. При регенерации некоторых форм обнаруживается, что они одинаково реагируют на свет. Хотя невозможно продемонстрировать, что эти явления действительно зависят от процессов сжатия и расширения, результаты, тем не менее, наводят на размышления с этой точки зрения. Более того, я думаю, что невозможно изучать регенерацию таких форм, как планарии, гидры, стенторы и т.д., не будучи пораженным очевидным сходством изменения формы, которому они подвергаются, с процессом расширения. Идея расширения вязкого тела несет в себе, конечно, идею напряжения внутри частей, и возврат к прежнему состоянию вызывается освобождением от напряжения и возвращением к более стабильному состоянию. Если путем интеркаляции нового материала будет зафиксировано расширенное состояние, то установится новое состояние равновесия.

Уже указывалось, что в части растения, подвешенной во влажной атмосфере, первыми развиваются верхушечные почки, которые также растут быстрее остальных. Бутоны, расположенные ближе к основанию, могут даже не начать развиваться, хотя поначалу с точки зрения внешних условий они расположены так же благоприятно, как и самые верхние. Корни

появляются первыми над прикорневым концом, и те, что ближе к основанию, растут быстрее, чем те, что ближе к верхушке. Не может быть особых сомнений в том, что подавление прикорневых почек и более верхушечных корней связано с развитием верхушечных почек и прикорневых корней. Это можно продемонстрировать, разрезав кусок надвое, когда некоторые прикорневые почки разовьются в побеги, а расположенные на верхушке корневые почки, которые сейчас находятся у основания одного куска, начнут расти. Мне кажется, что это отношение может быть, по крайней мере, более полно понято, если мы посмотрим на него как на связанное с некоторым состоянием напряжения в живой части. Можно представить, что натяжение существует во всех более мягких и пластичных деталях. Пока верхушечная почка присутствует на конце стебля или ветви или даже вблизи верхушки, она оказывает на части, расположенные проксимальнее к ней, натяжение, которое сдерживает развитие этих частей; но если верхушечную почку удалить, напряжение ослабляется, и появляется шанс для развития другой почки.

Может возникнуть вопрос, как можно объяснить, что на куске развиваются только более верхушечные почки, а не прикорневые, поскольку с удалением куска с растения снимается и натяжение. Единственный ответ, который можно дать, насколько я могу судить, состоял бы в том, что от верхушки растения к его основанию натяжение равномерно, будучи наименьшим на вершине и увеличиваясь по мере продвижения к основанию. Первыми разовьются те почки, которые находятся в области наименьшего натяжения, и их развитие будет сдерживать другие почки, увеличивая или восстанавливая натяжение нижних частей изделия. Затем устанавливается новая система, подобная той, что используется на обычном заводе.

Существуют определенные эксперименты с гидрой, которые, возможно, можно подвести под ту же точку зрения. Когда две длинные задние части соединяются своими передними поверхностями разреза, каждая часть регенерирует круг щупалец вблизи области соединения, и каждая из них может образовать новую голову; или только одна голова, общая для обеих частей, развивается сбоку. Каждая деталь сохранила свою индивидуальность, что может быть истолковано как означающее, что каждая деталь сохранила свое первоначальное состояние натяжения. Однако, если после соединения такого рода отрезать один кусочек, как только они хорошо соединятся, рядом с местом соединения, так что он будет относительно небольшим по сравнению с другим компонентом, на его открытом базальном конце может образоваться головка, и ни головы, ни щупальца не могут развиваться в месте соединения кусочков.

В этом случае вполне вероятно, что больший компонент действовал на меньший, так что его полярность изменилась и стала такой же, как у более крупного компонента. Я думаю, этот результат можно интерпретировать в терминах нашей гипотезы о напряжении. Состояние натяжения в большей части превалирует над состоянием натяжения в меньшей части, так что последняя приобретает ту же ориентацию, что и большая часть; и тогда происходит формирование головки на свободном конце. Развитие этой головки сдерживает развитие головки на переднем конце большей части в области соединения частей. Когда две части *hydra* соединяются непохожими полюсами, *т.е.* Так, что они имеют одинаковую ориентацию, обнаруживается, что если части не слишком длинные, на свободном конце развивается головка, а в области прививки ее нет. Результат аналогичен таковому у растений; развитие головки на свободном конце подавляет любую возможную тенденцию к образованию новой головки задней частью в месте соединения. Если соединенные таким образом кусочки очень длинные, на апикальном конце, а в некоторых случаях и вблизи линии соединения, образуется головка. Это может быть связано с тем, что кусочки настолько различаются в месте соединения, что головка развивается ниже этой области до того, как происходит объединение двух кусочков, или потому, что формирование головки на свободном конце находится относительно на таком расстоянии от места соединения кусочков, что это не влияет на развитие головки в этой области.

Эти случаи прививки также иллюстрируют еще один момент, представляющий определенный интерес. Они показывают, что образование головки на переднем конце куска не является

результатом травмы при разрезании или воздействия каких-либо внешних условий на свободный конец, поскольку регенерация может иметь место, когда два передних конца идеально соединены друг с другом. Результат может быть объяснен только как результат какого-то внутреннего фактора, такого как полярность.

Эти примеры были выбраны из *hydra*, а не из *tubularia*, у которых наблюдались несколько схожие явления, потому что у *hydra* развитие гетероморфных структур встречается редко, в то время как у *tubularia* внешнее воздействие часто вызывает гетероморфное развитие. Однако не может быть особых сомнений в том, что в *tubularia* действуют те же внутренние факторы.

Более яркую иллюстрацию возможного влияния натяжения частей показывает эксперимент с планариями. Если отрезать головку планарии и частично разделить заднюю часть надвое по средней линии, как показано на [рис. 31, А](#), а затем отрезать одну из половинок непосредственно перед концом продольного разреза, результат будет следующим: на переднем конце длинной половины образуется новая головка ([рис. 31, Б](#)), но на задней поверхности разреза головка не образуется, при условии, что эта часть воссоединилась по средней линии с продольной. длинная половина, и линия новой ткани соединяет переднюю поверхность разреза длинной половины и более заднюю поверхность разреза более короткой половины. По крайней мере, это происходит, если кусок не отколот слишком далеко кзади, *т.е.* через область глотки. Если это будет сделано, из задней поверхности разреза может развиваться новая головка. Можно добиться развития более задней головки другим способом. Если не допустить срастания более короткой боковой детали с более длинной боковой деталью по средней линии, то неизбежно получится новая головка ([рис. 31, С](#)). Недостаточное развитие задней головки, когда две поперечные поверхности соединены соединительной частью из нового материала, может, как мне кажется, быть лучше всего объяснено влиянием развивающейся передней головки или новой стороны на заднюю новую ткань, и это влияние, я думаю, можно лучше оценить, если мы предположим, что в качестве действующего фактора действует какое-то напряжение.

Можно привести другой пример, который еще более четко показывает, что внутренним фактором, регулирующим рост новой части, вероятно, является своего рода напряжение. Я имею в виду развитие хвоста *fundulus* в результате косого разреза или двулопастного хвоста *stenopus* в результате поперечного разреза. Предположение о типичной форме, которая приводит к сдерживанию роста в определенных регионах по сравнению с другими, может быть лучше всего понято, я думаю, как следствие некоторого рода напряженности, установленной в различных частях, которая регулирует рост в этих регионах.

Очевидно, что какой бы фактор ни послужил для объяснения предыдущих случаев, следует ожидать, что он применим и к развитию целого эмбриона из частей яйцеклетки или бластулы, если позиция, которую я занял, верна, а именно, что эти явления принадлежат к одной и той же общей группе. Проясняет ли гипотеза о напряжении процесс развития целого эмбриона из части яйцеклетки? Это означает, можем ли мы рассматривать происходящую перестройку как результат установления характерного равновесия, которое выражается в напряженности в различных регионах? Насколько я могу судить, нетрудно предположить, что организация по своей сути является системой такого рода; более того, мне кажется, что с этой точки зрения мы можем лучше оценить организацию и серию изменений, которые происходят в ней в процессе развития. Пример, который Дриш выбрал в качестве типичного примера виталистического действия, а именно пропорциональное развитие части архентерона у полуэмбриона, мне кажется, также является случаем, к которому мы можем применить точку зрения напряжения.

В этих, а также во всех других случаях мы должны думать о напряжениях как о существующих не только в одном направлении, но и во всех трех измерениях пространства и во всех их комбинациях. Материал, в котором существуют напряжения, следует рассматривать как лабильный, так что изменение в одной области во многих случаях влечет за собой перестройку всей системы. Новая перестройка, по-видимому, происходит на фундаменте старой системы.

Может показаться, что эта идея системы напряжений слишком расплывчата, что она не в состоянии указать, как происходит реорганизация, и что она дает не намного больше, чем сами факты. В этих возражениях есть определенная доля истины, которую я полностью ценю, но по этим пунктам можно сказать кое-что еще. Эта точка зрения расплывчата в той мере, в какой мы не можем механически представить себе, как такая система могла бы привести к подавлению роста в одном регионе и обеспечить максимальный объем в другом регионе. Но это требует слишком многого, поскольку гипотеза в настоящее время может претендовать только на то, чтобы предоставить средство, с помощью которого мы можем, по крайней мере, представить, о каком процессе идет речь, и не может дать подробностей самого процесса. Экспериментально можно показать, что если явление заключается в растяжении, то должны последовать определенные результаты, которые наблюдаются, например, когда при удержании короткой половины планарии от воссоединения с большей половиной или при разрыве соединения, если оно было сформировано, головка развивается также на заднем поперечном разрезе. Во-вторых, хотя мы и не можем понять, как происходит перераспределение напряжений в детали, все же с причинно-следственной точки зрения мы можем видеть, как изменение в одной области лабильной системы может вызвать, посредством изменения напряжения, полное перераспределение частей по всей конструкции. В пользу гипотезы о напряжении можно даже утверждать, что нам, по крайней мере, становится легче увидеть, как могло произойти такое изменение, потому что оно представляет организацию как выражение системы, находящейся в напряжении, и, следовательно, если материал достаточно гибкий, при изменении системы в любом регионе, вероятно, произойдет перестройка. Это позволяет нам увидеть, как организация яйцеклетки может нарушаться при каждом клеточном делении, и все же после воссоединения клеток устанавливается первоначальное равновесие. Поэтому мы, возможно, можем утверждать, что в этих отношениях гипотеза действительно дает нам нечто большее, чем факты; и поскольку она подводит большое количество явлений под общую точку зрения, идея может заслуживать дальнейшего рассмотрения.

В заключение я могу добавить, что эта гипотеза, я надеюсь, также является законной в том смысле, что, находясь в пределах досягаемости экспериментального доказательства или опровержения, она может служить, по крайней мере, рабочей гипотезой. Возможно, более фундаментальной, чем идея о том, что система напряжений существует во всей организации, является концепция, согласно которой организация сама по себе является системой взаимосвязанных частей, а не однородной субстанцией или массой, состоящей из большого количества повторяющихся частей, или, скорее, несмотря на наличие более мелких повторяющихся единиц, организация является результатом не их взаимодействия, а их регулярного расположения как частей целостной структуры. Таким образом, если это взаимоотношение различных частей структуры можно рассматривать как результат системы напряжений, мы можем, по крайней мере, составить лучшее представление о том, как часть целого может перестроиться в новое целое меньшего размера. И именно эта возможность перестройки или регулирования является одним из наиболее характерных свойств живых существ.

ГЛАВА XIV

ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ И ВЫВОДЫ

В предыдущих главах некоторые вопросы приходилось принимать как должное, поскольку в то время не было возможности или желания более подробно обсуждать некоторые термины, которые являются общеупотребительными, или более полно анализировать многие явления. Также не было необходимости приводить общую точку зрения, с которой явления рассматривались в их физической, химической или даже причинно-следственной связи. Я надеюсь, что особого вреда не было причинено, если перенести подобные вопросы в заключительную главу. Теперь будет предпринята попытка дать более четкие утверждения относительно использования и значения таких терминов, как “организация”, “полярность”, “факторы”, “формирующие силы”, “виталистические” и “механические принципы”, “адаптация” и т.д.

Окажется, что гипотезы, которые были выдвинуты для объяснения феноменов развития и регенерации, можно условно разделить на две категории: во-первых, те, в которых организация “объясняется” как результат коллективных действий более мелких подразделений; и, во-вторых, те, в которых сама организация рассматривается как единое целое, управляющее своими частями. Давайте рассмотрим эти точки зрения более подробно, чтобы понять, что в каждом конкретном случае подразумевалось под “организацией”.

Излюбленным методом биологических спекуляций последних сорока лет было отнесение свойств организма к невидимым единицам и объяснение действия организма как результата их поведения. Гипотеза об атомах и молекулах, с помощью которых химик объясняет свои реакции, оказалась настолько плодотворной в качестве рабочей гипотезы, что, я думаю, оказала глубокое влияние на умы многих биологов, которые сознательно или бессознательно пытались применить подобную концепцию к строению живых организмов. Открытие того, что все высшие организмы состоят из более мелких единиц, клеток, и что низшие организмы представляют собой отдельные изолированные клетки, сравнимые с теми, которые составляют высшие формы, также привлекло внимание к идее, что весь организм является результатом действия его единиц. Более того, внутри самих клеток также были обнаружены единицы более низкого порядка, такие, например, как хромосомы, хлорофилловые тельца и т.д., которые повторяют в меньшем масштабе некоторые фундаментальные свойства всего организма, такие как рост и деление. Предполагалось, что еще ниже в структуре находятся меньшие единицы, обладающие теми же свойствами, и наименьшие из них являются конечными единицами. Организм рассматривается как результат свойств этих мельчайших зародышей. Геммулы Дарвина представляют собой пример гипотезы такого рода; также внутриклеточные пангены Де Фриза, плазмы Визнера, биофоры Вейсмана, идиосомы Хертвига и мицеллы Негели являются другими примерами такого способа интерпретации организации. Эти элементы наделены их изобретателями определенными свойствами, и они такого рода, что создают видимость объяснения органических явлений. Бесполезно возражать против этих гипотез о том, что они чисто идеальны или фиктивны, и что зародышам были приписаны те свойства, которые приведут к желаемому объяснению, и не было показано, что они являются реальными свойствами самих зародышей. Но помимо произвольности процесса, нельзя утверждать, что хотя бы одно из этих творений было доказано как истинное или даже было принято зоологами как вероятное. Более серьезное возражение против этой точки зрения состоит в том, что наиболее фундаментальные характеристики организма, те, которые касаются роста, развития, регенерации и т.д., по-видимому, во многих случаях затрагивают организм в целом. На предыдущих страницах было приведено так много примеров этого, что нет необходимости снова углубляться в детали. Было показано, что изменение в одной части происходит по отношению ко всем другим частям, и именно эта взаимосвязь частей является одной из главных особенностей организма. В явлениях такого рода даже клетки, по-видимому, играют второстепенную роль, и

если это так, то мы можем, я думаю, смело не принимать во внимание более мелкие единицы, из которых, как предполагается, состоит протоплазма, и можем пренебречь ими хотя бы по той причине, что аргумент, вызвавший их к существованию, начинается с клетки как высшей единицы. Если ячейку можно выбросить, то, скорее всего, единицами, из которых, как предполагается, состоит сама ячейка, также можно смело пренебречь.

Могут возразить, что только благодаря знанию мельчайшей структуры организма мы можем надеяться понять поведение целого; но моя точка зрения заключается не в том, что фундаментальной структуры может и не быть, а в том, что она не формируется повторением элементов, которые придают целому его фундаментальные свойства. Я думаю, с некоторой долей вероятности можно показать, что формирующийся организм таков, что мы сможем лучше понять его действие, если будем рассматривать его как единое целое, а не просто как сумму огромного числа более мелких элементов. Проведем еще раз грубую параллель; точно так же, как свойства сахара присущи только молекуле и не могут быть приняты во внимание как совокупность свойств атомов углерода, водорода и кислорода, из которых состоит молекула, так и свойства организма связаны со всей его организацией, а не просто со свойствами его отдельных клеток или низших единиц.

Самое убедительное доказательство в пользу этой точки зрения можно найти в поведении маленьких кусочков яйца, или простейшего, или даже многоклеточного организма. Очень скоро достигается нижний предел организации, ниже которого изделие не может придать характерную форму, хотя в изделии присутствуют все необходимые элементы для создания целостной структуры. Размер этих фрагментов чрезвычайно велик по сравнению с размером ячейки или воображаемых элементов Негели, Вейсмана, Визнера и др. Эти результаты указывают на то, что организация представляет собой сравнительно крупную структуру.

Некоторые авторы либо игнорировали присутствие более мелких единиц, либо рассматривали организм с чисто химической и физической точки зрения. Они пытаются объяснить изменения в организме как результат действия известных физических и химических принципов. Конечно, следует признать, что в некотором смысле свойства организма являются результатом материальной основы организма; но в другом смысле эта идея дает ложное представление о явлениях жизни, потому что, если бы мы просто собрали воедино те вещества, которые, как мы предполагаем, присутствуют в организме, у нас нет оснований думать, что они образуют организм или демонстрируют характерные реакции живых существ. Даже с химической точки зрения мы можем видеть, почему такого результата нельзя было ожидать, поскольку хорошо известно, что порядок, в котором образуется соединение, *т.е.* Способ, которым атомы или молекулы вводятся в структуру, является важным фактором при получении соединения. Когда мы вспоминаем огромный период времени, в течение которого формировались живущие в настоящее время организмы, мы можем оценить, насколько тщетными будут попытки объяснить поведение организма на основе того немногого, что мы знаем о его химическом составе. Его главные свойства являются результатом его особой структуры или способа группировки его элементов. Эта структура возникла в результате огромного количества воздействий, которым подвергался организм, и хотя можно допустить, что если бы мы могли искусственно воспроизвести эти условия, то в результате получился бы организм, обладающий всеми свойствами, которые мы ассоциируем с живыми существами, все же проблема представляется настолько чрезвычайно сложной, что лишь у немногих работников хватило бы смелости попытаться совершить подвиг искусственного создания такой структуры. Чтобы избежать недопонимания, можно добавить, что, хотя с принятой здесь точки зрения мы не можем надеяться объяснить поведение организма как результат действия веществ, которые мы получаем из него с помощью химического анализа (потому что организм - это не просто смесь этих веществ), все же у нас нет оснований предполагать, что организм представляет собой нечто большее, чем выражение его физической и химической структуры. Жизненные явления отличаются от нежизненных лишь постольку, поскольку структура организма отличается от структуры любой другой группы веществ.

Нэгели заявил, что каждая часть действует так, как будто она *знает*, что делают другие части. Его идея идиоплазмы предполагает представление об организме как о целом, а не просто о сумме нескольких частей. Хертвиг, который в свое время утверждал, что развитие эмбриона является результатом воздействия клеток друг на друга, признает в своей работе о *Целле и гевебе*, что, хотя это отчасти верно, но, с другой стороны, целое также оказывает влияние на свои части. Дриш, который в свое время гипотетически предположил, что ядра действуют как центры контроля клетки с помощью ферментов, позже принял совершенно иную точку зрения. Уитмен привел веский аргумент в пользу того, что клеточная теория - это слишком узкая точка зрения для рассмотрения организма, и несколько раз я настаивал на том, что организм не является совокупностью действий и взаимодействий его клеток, а имеет собственную структуру, независимую от структуры клеток.

Этого обсуждения будет достаточно, чтобы показать некоторые мнения, которых придерживались относительно природы организации организма. Давайте теперь спросим, какие свойства мы можем ему приписать.

Было обнаружено, что для организации характерны определенные полярные, или, скорее, размерные, отношения. Термин “полярность” выражает это ограниченным образом, но относится только к одной линии, имеющей два направления, в то время как теперь мы знаем, что пространственные свойства относятся к трем измерениям пространства, и для этой идеи мы могли бы использовать термин гетеротропия. Таким образом, мы обнаруживаем, что фрагмент двустороннего животного регенерирует новый передний конец из части, которая находилась ближе к переднему концу исходного животного, новую правую сторону из части, которая была ближайшей к исходной правой стороне, и новую часть спины из области, которая находилась рядом с исходной частью спины, и т.д.

Полярность части может быть изменена у определенных форм, как у *tubularia*, путем воздействия на задний срезанный конец внешних факторов, которые приводят к образованию гидранта, или, как у *hydra*, путем прививки в обратном направлении меньшего куска к большему. У *Planaria lugubris* и дождевого червя полярность новой ткани может быть обратной по сравнению с той частью, из которой она развивается, если новая часть возникает из определенных областей тела. Любопытный пример эффекта полярности демонстрирует регенерация с наклонной поверхности у планарий. Новая головка возникает из более передней части нового материала, а не из середины передней косой поверхности, а новый хвост возникает из более задней части задней косой поверхности. Поскольку анализ этого результата уже был предпринят в предыдущей главе, нет необходимости углубляться в этот вопрос здесь.

Также было описано формирование новой детали под прямым углом к наклонной поверхности, и было указано, что результат, по-видимому, обусловлен симметричным развитием новой структуры в новой детали. Эта симметрия вновь формирующейся части также должна учитываться как одно из свойств организации.

Наконец, способ регенерации нового раздвоенного хвоста костистого, *stenopus*, показывает, что новая часть может очень рано сформироваться в характерную форму и что рост различных частей регулируется структурой, принятой на ранней стадии. Новая часть не отрастает с одинаковой скоростью, пока не достигнет уровня выемки старого хвоста, а затем продолжает расти в двух точках, образуя двулопастную форму хвоста; но двулопастное состояние появляется в самом начале развития.

Эти иллюстрации дают нам почти все данные, которыми мы располагаем в настоящее время, на основе которых можно построить концепцию организации. То, что мы по большей части не в состоянии полностью понять его значение из этих скудных фактов, самоочевидно. Главная трудность, по-видимому, заключается в том, что, когда мы пытаемся представить себе, что такое организация, мы почти неизбежно думаем о ней как о структуре, обладающей свойствами машины и работающей так, как мы привыкли думать о работающих машинах. Наиболее тщательный

анализ "теории машин" применительно к явлениям развития и регенерации был проведен Дришем. Отмечалось, что в своей *Аналитической теории* Дриш предположил, что развитие обусловлено "заданными" свойствами яйца; что каждая стадия инициируется каким-либо веществом, содержащимся в яйце, действующим на только что завершённую стадию. То есть каждая стадия является условием последующей. Таким образом учитывается "ритм" развития. Изменения описываются как обусловленные химическими процессами (включая также действие ферментов). Предполагается, что ядро содержит все различные виды ферментов, которые при высвобождении действуют на протоплазму как стимуляторы; но поскольку ферменты всегда высвобождаются в подходящий момент, Дриш был вынужден предположить, что цитоплазма воздействует на ядро таким образом, чтобы заставить его вырабатывать надлежащий фермент для следующей стадии. Таким образом, цитоплазма сначала воздействует на ядро, последнее высвобождает специфический фермент, который запускает новое химическое изменение в цитоплазме, и изменённая цитоплазма может затем снова реагировать на ядро, высвобождая другой фермент и т.д. Таким образом, каждое изменение является не только следствием того, что происходило ранее, но и причиной следующего процесса.^[132] Дриш указывает, что на данном этапе необходимо сделать дополнительное предположение, потому что фермент должен не только воздействовать на цитоплазму, но и сам по себе должен быть такого рода, чтобы *реагировать* на действие. Это приводит к большому усложнению явлений; но это предположение, в конечном счёте, не отходит от идеи клетки как системы в механическом смысле. Это предположение о станции приема и ответа на стимулы влечёт за собой дальнейшее предположение о многогранной "*гармонии*". Без гармонии на каждом этапе развития не могло бы быть упорядоченного онтогенеза. Предположение об этой гармонии вносит новый элемент в ряд гипотез. *Видимость* причинного объяснения была дана в тех частях аргументации, которые предшествовали введению предположения о гармонии, но с допущением этого нового элемента в аргументацию причинная точка зрения остаётся. Дриш говорит в этой связи: "Если мы не можем достичь единства взглядов тем способом, которому следовали, мы можем достичь этого другим способом. Действительно, способ сделать это уже подразумевался в той части теории, которая касается гармонии явлений. Существование этой гармонии предполагается, потому что в подавляющем большинстве случаев онтогенез приводит к типичному результату. Поэтому мы должны предположить, что условия для конечного результата заданы — условия и есть сама гармония". Выражаясь несколько менее туманно, хотя и более грубо, мы можем выразить идею Дриша, сказав, что гармония, которая символизирует курицу, заложена в курином яйце.

Дриш добавляет: "Поскольку всегда следует типичный результат, следовательно, каждый отдельный шаг в онтогенезе должен оцениваться с аналитической точки зрения, с точки зрения самого результата. Результатом является *цель* онтогенеза. Это похоже на то, как если бы мы ежедневно посещали пристань, где строится корабль, — все кажется хаосом из отдельных частей, и мы можем понять то, что видим, только когда рассматриваем то, что должно быть сделано. Только с телеологической точки зрения мы можем говорить о развитии, поскольку этот термин выражает само существование объекта, подлежащего развитию. Этот термин используется нечестно, если предполагается, что застройка является результатом "процессов", используя этот термин в том смысле, что гора или дельта развиваются в результате физических процессов". "Мы можем достичь удовлетворительного представления об этих явлениях только тогда, когда введём слово 'цель'. Это означает, что мы должны рассматривать онтогенез как процесс, осуществляемый в своём порядке и качестве, как если бы им руководил разум. Мы приходим к такому выводу, потому что индивидуальное целое "дано" как четко осознаваемая цель всего процесса развития."

В более поздней попытке проанализировать проблему развития Дриш более полно рассмотрел её с точки зрения теории машин. Этот вклад следует рассматривать скорее как *демонстрацию силы*, которая призвана показать, как далеко можно продвинуть эту идею в её применении к развитию. Дриш объясняет, что в своей аналитической теории он исходил из того, что "дано" в яйце, что яйцо может быть понято причинно, как понимается машина, но то, что "дано", может

быть понято только телеологически. Он говорит: “То, что я защищал, было не витализмом, а, насколько это касается явлений жизни, именно современным физико-химическим догматизмом; но я не преминул увидеть и указать на последствия этого догматизма, которых избегали все (кроме Лотце), а именно, что адаптивная основа, на которой происходят явления жизни, “дана””. Дриш определяет свою точку зрения как формально-телеологическую, в отличие от виталистической. Первую можно также назвать машинной теорией жизни, в которой *цель дана, а не объяснена*.

В более поздних работах Дриш отбросил некоторые из своих более ранних выводов и принял каузально-виталистическую философию. Основа этой новой концепции кроется в пропорциональном развитии частей первоначального целого, как было объяснено в предыдущей главе. Этот результат относится к категории явлений, которые в принципе не являются машинными, а относятся к совершенно иному виду. Это нечто такое, что не может быть объяснено факторами внешнего мира, такими как свет, гравитация, соленость, температура и т.д. Изучив другие гипотезы, Дриш возвращается к точке зрения, которую он ранее отвергал, а именно. концепция “положения”, под которой подразумевается влияние местоположения в целом. Эта позиция имеет определенные направления, но в дополнение к этому нет ничего типичного. Под термином “местоположение в целом” подразумевается, что слово “местоположение” (*Lage*) должно относиться не к геометрическому пространству, а к организации объекта, который имеет свои собственные направления. Деформация целого может очень незначительно изменить относительное расположение частей.

В своих более ранних работах Дриш отверг эту идею, потому что она, по-видимому, не удовлетворяла нашей этиологической потребности, а также потому, что он думал, что сможет достичь своей цели с точки зрения инициирующих стимулов (*Auslösungen*). Теперь Дриш предполагает, что стебель тубулярии и архентерон морской звезды, например, имеют полярную структуру. Двусторонние формы, как и вся личинка морской звезды, имеют согласованную систему из двух осей с непохожими полюсами и одной оси с похожими полюсами, каждая определенной длины или пропорции. Концы осей являются характерными точками системы. Если в такой системе возникает типичный акт дифференциации, которому мы можем указать причину, то в том, что касается местоположения, изменение произойдет следующим образом: Возьмем простейший случай системы, имеющей только одну ось с непохожими полюсами, как архентерон морской звезды, у которой дифференциация еще не началась, мы можем представить себе формирование делений архентерона причинным образом, предположив, что конец оси, или полюс, является местоположением (*Sitz*) инициативного “действия на расстоянии”. " (*auslosende Fernkraft*). Эта местность, просто потому, что она является концом системы, является чем-то особенным; и она действует таким образом, что где бы ни производился эффект, она является причиной этого эффекта. Именно такой взгляд на проблему постулирует своего рода причинную гармонию. Но как, можно спросить, особая точка или полюс оси может вызвать действие в системе? Это можно продемонстрировать на простом примере, а именно. разделение архентерона морской звезды на его характерные части. Возникают два эффекта, а именно. образование двух перетяжек стены. Нам не нужно учитывать тот факт, что сужения образуются, поскольку это заложено в потенциале системы и пробуждается инициирующей причиной, но мы должны учитывать место, в котором возникают сужения. Мы должны думать об этой причине как о “действии на расстоянии”, и действительно, как о “действии на расстоянии”, которое действует на определенном, типичном расстоянии. Эта неотъемлемая мера расстояния действия не имеет абсолютно фиксированного размера, поскольку гастрюла, укороченная в результате операции, также подразделяется на пропорциональные части. Действие начинается с полюсов системы и действует не на абсолютном, а на относительном расстоянии, поскольку оно зависит от длины оси всей дифференцирующей системы. “Локализация онтогенетических процессов - это проблема *sui generis*. Явление всегда может быть выражено на схеме причины и следствия, если мы

предположим, что "действие на расстоянии" начинается с фиксированных точек дифференцирующей системы".

В отношении критерия виталистических явлений Дриш делает следующее утверждение: "С нынешней точки зрения мы склонны видеть в формирующих изменениях действующие действительные причины, которые даже запускают те процессы, которые мы называем стимулами; мы делаем это потому, что в настоящее время притворяемся, что знаем что-то об особом механизме, с помощью которого работают формирующие изменения. Эффекты вступают в действие через причинно-следственную связь простых физико-химических процессов, которые мы можем назвать цепочкой стимулов. С новой точки зрения, инициирующий стимул не является инициирующей причиной или следствием причинно связанного химико-физического явления. Стимул, с этой точки зрения, является истинным стимулом, но эффект не является истинным результатом его инициирования, а скорее должен быть обозначен как ответный эффект, поскольку нет связующей цепочки стимулов. Именно на месте последнего появляется виталистический взгляд. Единственными данными машинного типа в концепции являются устройства для приема и направления стимула, возможно, также средства для осуществления ответного эффекта; поскольку машинные данные являются лишь предпосылками явлений, но сами по себе не приводят к результату".

Дриш находит в этом аргументе *демонстрацию* виталистической доктрины, но витализма, конечно, совершенно особого рода. Без более подробного изложения его точки зрения невозможно дать подробную критику его выводов; но можно обсудить несколько наиболее очевидных возражений, которые могут быть выдвинуты против этой точки зрения. Предположение о "действии на расстоянии", я думаю, никоим образом не помогает прояснить этот феномен. Формирование типичной личинки нормальных пропорций из кусочка яйца является столь же загадочным после предположения о пропорциональном "действии на расстоянии", как и раньше. Дриш ввел в аргументацию виталистическую точку зрения одну из самых неясных идей физической науки. Насколько я могу видеть, в таком предположении нет необходимости, поскольку в каждом случае присутствует сплошная среда из протоплазмы, что, по-видимому, делает эту идею по меньшей мере излишней. Более того, дополнительный элемент, который Дриш добавил к своей концепции процесса, а именно действие, пропорциональное размеру изделия, вызывает возражения хотя бы по той причине, что он приписывает неизвестному принципу "действия на расстоянии" качество, которое само по себе должно быть объяснено. Это предположение, как мне кажется, снимает весь вопрос, и мы не можем дать лучшего объяснения, почему оно должно относиться к принципу "действия на расстоянии", чем к чему-либо другому. Далекий от демонстрации витализма, Дриш, я думаю, в своем анализе просто установил совершенно воображаемый принцип, который, взятый в связи с другими недоказуемыми качествами, называется витализмом.

Если мы не можем принять демонстрацию витализма Дришем, с какой точки зрения мы можем рассматривать феномен получения типичной формы из каждого вида живого материала? Можем ли мы найти физико-химическое объяснение этому явлению? Было сказано достаточно, чтобы показать, что это свойство является одной из фундаментальных характеристик живых существ и, по всей вероятности, является феноменом, который мы, конечно, не можем в настоящее время надеяться объяснить. И все же вопрос, поднятый Дришем, по сути, заключается не столько в том, можем ли мы дать физико-химическое объяснение, сколько в том, относится ли это явление к совершенно иному классу явлений, чем тот, который рассматривается физиками и химиками. Давайте изучим результаты и посмотрим, действительно ли мы вынуждены прийти к выводу, что другой физико-причинной точки зрения не существует.

Во многих случаях, когда имеет место реакция на внешний стимул, мы должны предположить физико-причинную связь между стимулом и эффектом. Действие ядов, например, является примером такого рода, и в некоторых случаях, как при образовании желчи у растений,

раздражение инородным телом может привести к развитию структуры, желчи определенной формы. Эксперименты Хербста по изучению влияния солей лития в морской воде на развитие эмбриона морского ежа приводят к аналогичному выводу. Изменения формы, возникающие в результате воздействия других внешних факторов, таких как свет, гравитация, контакт и т.д., Лучше всего можно понять с физико-причинной точки зрения, и кажется по меньшей мере невероятным, что их действие внутри органа трансформируется в виталистическое причинное действие благодаря принципу Дриша “действия на расстоянии”.^[133] Однако с влиянием внутренних факторов на изменение формы иметь дело гораздо сложнее, поскольку в настоящее время мы так мало знаем об этих факторах. Здесь мы находим среди других явлений пропорциональное образование целого органа из части старого органа или яйцеклетки. Мы находим трудным, если не невозможным, приписать это непосредственно внешним причинам, однако, как я пытался показать, первые шаги, посредством которых это происходит, можно отнести к физико-причинным принципам. Это отделение куска от целого; превращение несимметричного куска в симметричный, вызванное, по крайней мере частично, явлениями сжатия в куске, которым, несомненно, в некоторых случаях способствует поверхностное натяжение и т.д. Эти изменения закладывают основу для развития новой организации в соответствии со структурой, которая уже присутствует в произведении. Мы находим здесь начало физико-каузального изменения, и, насколько я могу видеть, у нас нет оснований предполагать, что на какой-то стадии процесса это переходит в виталистически-каузальный принцип. Я думаю, следует указать в этой связи, что даже в физических науках было бы нетрудно установить виталистический принцип, или как бы еще это ни называлось, если бы мы решили принимать во внимание такие свойства тел, как те, которые химик называет сродством атомов и молекул, или симметричное нанесение материала на поверхность кристалла из пересыщенного раствора, и т.д. Эти явления обычно рассматриваются как “данность”, то есть за пределами надежды на возможное изучение. До тех пор, пока эти вопросы не будут более полно изучены, ученые, я думаю, вправе проявлять определенную степень сдержанности в отношении решения подобных проблем. Дюбуа-Реймон резюмировал эту точку зрения в изречении “Ignorabimus”, которое интерпретируется как означающее не только то, что в настоящее время мы невежественны в определенных вопросах, но и то, что мы знаем, что должны оставаться невежественными. Формирующие изменения в организме, по-видимому, относятся к этой категории вопросов. Это признание в незнании не обязательно означает, что мы не можем надеяться обнаружить условия, при которых происходят явления, чтобы мы могли с уверенностью предсказать, какими будут результаты, но значение самого изменения может навсегда остаться неясным, по крайней мере, с точки зрения нашего нынешнего представления о физико-химических принципах. Должны ли мы, следовательно, называть себя виталистами, потому что мы обнаруживаем определенные явления, которые мы не можем надеяться объяснить как результат физических принципов, или для которых мы должны изобрести неизвестный принцип? Или мы можем преуспеть в демонстрации другого принципа в живых существах? Если бы мы могли, мы могли бы с полным правом называть себя виталистами. Но кто сделал такое открытие? Демонстрирует ли хорошо известный феномен пропорционального развития неизвестный принцип? Будет ли оправдано утверждение о другом принципе, который не является физико-причинным, потому что нервный импульс отличается от любого известного физического явления? На предыдущих страницах, я надеюсь, стало ясно, что, со своей стороны, я не вижу оснований для принятия виталистического принципа, который не является физико-причинным, но, возможно, отличается от любого известного в настоящее время физику или химику.

Чтобы прояснить, каким образом определенные термины использовались в предыдущих главах, возможно, будет уместно указать, как предполагается, что они должны использоваться. Слово “причина” использовалось в том смысле, в каком физик использует этот термин. “Стимул” – это цепочка следствий причины, действующей на живой организм. В определенных случаях о самой причине можно говорить как о стимуле, но только тогда, когда подразумевается ее специфическое действие на живой организм. “Фактор” является более общим термином и обычно представляет собой одну или более из ряда причин, которые приводят к результату. Может оказаться удобным использовать этот термин, когда происходит изменение формы. Таким образом, размер куска является одним из факторов, определяющих результат; часть тела, из которой взят кусок, также может быть фактором, или, скорее, вид материала, содержащегося в куске. Этих примеров будет достаточно, чтобы показать, что это слово используется для обозначения наблюдаемой связи очень общего рода, особенно для тех случаев, в которых мы не анализировали фактор на его составляющие. Этот термин особенно полезен для случаев, когда изменение формы является результатом врожденных свойств организации. Этот термин может быть использован таким образом, чтобы он не наносил ущерба результату ни в пользу физико-причинной, ни в пользу виталистически-причинной точки зрения. Возможно, было бы удобно использовать его как безразличный термин в этих отношениях. Слова “сила” я старался избегать, насколько это возможно, за исключением таких общепринятых выражений, как “сила притяжения” и т.д., Поскольку, помимо того, что это слово широко используется даже физиками, мы так мало знаем о силах в организме, что, я думаю, лучше всего использовать это слово как можно реже и только там, где можно показать, что известная физическая сила производит эффект.

В связи с термином “формирующая сила” возникло много недоразумений. Во-первых, мы естественным образом связываем с этим термином значения, которые придавали ему писатели семнадцатого и восемнадцатого веков. Они предполагали наличие формирующего принципа в живых существах, который является выражением формирующей силы. Ру, который совсем недавно использовал этот термин, попытался избежать недопонимания, используя множественное число — “формирующие силы организма”; но даже при этих обстоятельствах возникли разногласия, как показано в споре между Ру (97-й) и Хертвигом (94-й и 97-й) по этому вопросу. Изменение формы влечет за собой изменение положения частей, и последнее предполагает идею сил, но природа этих сил для нас совершенно неясна, по крайней мере, мы не можем отнести их к какой-либо более известной категории физических или химических сил. Возможно, их выгоднее всего сравнить с силами химического объединения, но очень ли они многочисленны или могут быть сведены к ограниченному числу видов силы, мы не знаем. Если бы можно было показать, что изменения в организме обусловлены молекулярными изменениями, тогда формирующие силы могли бы показаться всего лишь молекулярными силами, но в настоящее время мы не в состоянии продемонстрировать, что это так, каким бы вероятным это ни казалось.

Наконец, можно рассмотреть возможность использования термина “организация”, хотя из того, что уже было сказано, ясно, что должна существовать определенная степень расплывчатости, связанная с нашим представлением о том, какой может быть организация. Организация, с точки зрения, которую я принял, – это структура, или расположение материальной основы организма, и к ней следует отнести все фундаментальные изменения в форме, а возможно, и в функциях. Мы также используем этот термин применительно к завершенной структуре, под которой мы подразумеваем, что организм состоит из типичных частей, имеющих характерное расположение, выполняющих определенные функции. Применительно к яйцу или к регенерирующему кусочку этот термин относится к какой-то более тонкой структуре, которую мы можем предположить, исходя из характера поведения вещества. Как указывалось, в настоящее время мы знаем эту организацию лишь по нескольким атрибутам, которые мы ей приписываем, и не в состоянии даже представить себе устройство, которое, как мы предполагаем, существует.

Один из самых сложных вопросов, с которым приходится иметь дело биологу, - это значение адаптации организмов к окружающей среде. Пфлюгер в статье, озаглавленной “Телеологическая механика живой природы”, обратил внимание на телеологический характер, или целенаправленность, определенных процессов в живом организме. “Была найдена только одна общая точка зрения, которая если и не абсолютна, то все же является правилом для объяснения вечных преобразований энергии в живом теле. Имеют место только те сочетания причин, которые являются максимально благоприятными для благополучия животного. Это справедливо даже тогда, когда в живой организм искусственно вводятся совершенно новые условия. Что более примечательно, чем то, что даже у высокоорганизованного млекопитающего должна происходить регенерация желчного протока после его удаления или что после удаления большого фрагмента нерва в результате тяжелой операции он должен быть снова обновлен?... Что может быть более удивительным, чем то, что организм должен привыкать к самым разнообразным видам органических и неорганических ядов?... И, наконец, существует ряд фактов, подтверждающих закон, согласно которому изменения, по-видимому, не управляются никаким другим принципом, кроме цели обеспечения уверенности в существовании организма”.

Телеологический закон причинности Пфлюгера гласит, что “причина каждой потребности живого существа является в то же время причиной удовлетворения этой потребности”. Пфлюгер объясняет, что слово “причина” здесь выбрано намеренно, чтобы подчеркнуть необходимую, законную связь, в которой причина каждой потребности находится по отношению к удовлетворению этой потребности. Он добавляет, что было бы более правильным, но менее резким, сказать “мотив” или “побуждение” вместо “причины”.

Чтобы проиллюстрировать, что подразумевается под этим законом, можно привести следующие примеры. Пища и вода возвращают организм в нормальное состояние. Отсутствие пищи в организме приводит к чувству голода, а это - к приему большего количества пищи; или, другими словами, потребность в пище приводит к поиску пищи или, по крайней мере, к приему пищи. Сексуальное желание или потребность в размножении приводит к состоянию животного, которое приводит к размножению. Дефект клапанов сердца приводит к увеличению правого или левого желудочка. Удаление одной почки приводит к гипертрофии и усилению функции другой. И хотя Пфлюгер прямо не указывает на это в этом месте, мы можем добавить к этому списку удаление части животного, которое приводит к регенерации этой части. Пфлюгер далее утверждает, что мы не проводим тонкого различия, когда указываем на то, что эти явления, если смотреть на них с точки зрения целенаправленных действий, по-видимому, имеют телеологическую сторону. В ответ на это, однако, можно заявить, что в определенных случаях регенерации можно показать, что результат совершенно бесполезен или даже вреден для организма; следовательно, телеологическая природа процесса полностью упускается из виду, и мы тем более готовы принять простое причинное объяснение явлений. Лучший пример этого, который я могу привести, - развитие хвоста на переднем конце задней части дождевого червя. Этот процесс не случайный, а постоянный. Примером явно полезного результата, насколько это касается благополучия особи, но совершенно бесполезного с точки зрения продолжения вида, является развитие у дождевого червя новой головы после удаления переднего конца, включая репродуктивную область. Новые репродуктивные органы не формируются, и, хотя благодаря регенерации новой головы особь способна продолжать свое существование, все же расе дождевых червей это не приносит пользы. Образование двух хвостов у ящериц или двух или более хрусталиков в глазах тритонов является примерами регенерации избыточных структур.

Однако, если утверждается, что в подавляющем большинстве случаев процесс регенерации идет на благо индивида, а также расы, это следует признать, и именно этот факт произвел глубокое впечатление на умы многих биологов.

С причинной точки зрения мы можем рассматривать формирующие изменения как необходимый результат строго причинных принципов и можем предположить, что они происходят безотносительно к конечному результату. Но стоящий перед нами вопрос скорее состоит в том, чтобы объяснить, если это возможно, почему происходящие изменения во многих случаях являются полезными. Следует признать, что они не всегда полезны, что иногда они необходимы, и именно последняя альтернатива привлекла особое внимание. Несомненно, самым простым решением было бы заявить, что ученый не имеет никакого отношения к адаптивности реакции, что вся его проблема заключается в изучении причинных явлений, вовлеченных в каждый процесс, но, несомненно, верно и то, что ученые не были удовлетворены ограничением своих гипотез этой стороной вопроса. Я думаю, что широко распространенный интерес к теории естественного отбора обусловлен тем фактом, что она, по-видимому, предлагает объяснение формирования адаптивных процессов - не то чтобы она претендует на объяснение происхождения самих адаптивных структур или процессов, но что она, по-видимому, объясняет адаптивность полностью сформированного продукта, *то есть* организма. Ибо будет видно, что если выживают только те формы (вариации), которые полезны, и выживают либо потому, что окружающая среда отбирает их (и истребляет остальные), либо потому, что возникающие новые формы находят новое место в природе, где они могут продолжать существовать, тогда адаптивность формы к окружающей среде, по-видимому, должна быть объяснена. В этом случае мы можем видеть, как причинные процессы, происходящие в организме, не обязательно должны иметь причинной связи с окружающей средой, за исключением того, что окружающая среда действовала как избирательный агент и, следовательно, предстает в свете телеологического фактора. Но, как было сказано ранее, вопрос заключается не столько в том, что организмы *являются* адаптированными, сколько в том, что организмы *адаптивно* реагируют на изменения, которым они, возможно, никогда раньше не подвергались. Именно в связи с последним фактом следует искать решение.

Во всем этом вопросе существует опасность распространения нашего собственного опыта как агентов в создании полезных для нас продуктов на органический мир, в попытке объяснить способ возникновения полезных свойств организмов. Мы видим, как строится корабль, и мы знаем, что когда он будет закончен, он будет полезен. Мы объясняем его строительство его будущей полезностью, то есть мы объясняем процесс как результат человеческой телеологии. Но имеем ли мы какое-либо право распространить этот принцип на органический мир и сделать вывод, что процессы там осуществляются *потому*, что они в конечном счете будут полезны для индивида, в организме которого они происходят? Бессознательно мы изменили свою точку зрения. Корабль не строится сам по себе, и конечный результат строительства не приносит кораблю никакой пользы. Напротив, организм строит сам себя, и результат полезен только ему самому. Если мы не предположим, что какой-то внешний агент, действующий так же, как мы сами, направляет процессы формирования у животных и растений, мы не вправе распространять наш опыт в качестве управляющих агентов на построение органического мира; и если мы не вправе делать такой вывод, поскольку организм далеко не всегда реагирует адаптивно, а во многих случаях очень плохо и неполно, тогда, как мне кажется, мы должны искать другую точку зрения.

В связи со своей работой по регенерации глаза саламандры Густав Вольф (93-й год) сделал несколько радикальных заявлений относительно феномена адаптации. "Целенаправленная адаптация - это то, что делает организм организмом. Именно эта адаптация представляется нам наиболее характерным свойством всех живых существ. Мы не можем представить себе ни один организм без этой характеристики". В другом месте он утверждает: "... мы признаем, что каждое объяснение, предполагающее живое существо, каждое постжизненное объяснение органической адаптации, предполагает в каждом случае то, что оно пытается объяснить; мы признаем, что объяснение адаптации должно совпадать с объяснением самой жизни". Возможно, в этом утверждении есть доля правды, но, с другой стороны, Вольф, я думаю, несколько переборщил. Как указал Фишель (1900), реакция иногда неадаптивна, как, например, когда в одном глазу у саламандры развиваются два хрусталика; и, мы можем добавить, как, когда у некоторых

ракообразных вместо глаза развивается антенна, или как, когда вместо головы развивается хвост, или голова вместо хвоста. В свете этих фактов, я думаю, было бы слишком далеко заходить, утверждая, что способность живых существ адаптивно реагировать на изменения в себе или в окружающей среде является синонимом самой жизни. Все, что мы можем справедливо утверждать, это то, что в нескольких случаях было показано, что живые формы способны к *самосовершенствованию*, и это может быть *интерпретировано* как адаптивная реакция. Обсуждение вопроса адаптации в целом вывело бы нас далеко за рамки настоящего тома, и я думаю, что весьма вероятно, что это подтвердит тот факт, что существует множество видов адаптивных реакций, которые следует рассматривать отдельно и каждый по своим достоинствам. Поэтому давайте полностью ограничим наши заключительные замечания *регенеративными изменениями*, которые после их завершения идут на благо организмов. Наше предыдущее обсуждение привело к выводу, что феномены возрождения - это не процессы, возникшие в результате накопления небольших достижений в полезном направлении; что они не могут быть объяснены выживанием тех форм, в которых изменения происходят лучше, чем в их собратьях, поскольку часто вопрос жизни и смерти заключается не в том, имеет ли место этот процесс или нет, и даже не в том, чтобы оставить больше потомков. Напротив, представляется весьма вероятным, что процесс регенерации является одним из фундаментальных атрибутов живых существ, и что мы не можем найти ему объяснения как результату избирательного воздействия окружающей среды. Явления регенерации, по-видимому, относятся к общей категории явлений роста и как таковые характерны для организмов. Насколько я могу судить, ни регенерация, ни рост не могут быть объяснены как результат полезности этих атрибутов для тел, с которыми они неразрывно связаны. Тот факт, что процесс регенерации полезен для организма, не может быть использован для объяснения его существования в организме.

ЛИТЕРАТУРА

Альдраванд, Улисс.

1642. Historia Monstrorum. MDCXLII. Cap. VIII.

1645 год. Patritii boloniensis de quadrupedibus digitatis oviparis. Lib. II. Boloniae, MDCXXXV.

Оллман, Дж. А.

'64. Отчет о современном состоянии наших знаний о репродуктивной системе гидроидных. Отчет о 33-м собрании Британской ассоциации, 1864г.

Эндрюс, Э. А.

90-е годы. Аутоотомия у краба. Американский натуралист, XXIV, 1890.

'91. Отчет о многощетинчатой аннелиде из Бофорта, Северная Каролина. Отчет Национального музея США, XV, стр. 286, 1891.

Эндрюс, Г. Ф.

'97. Некоторые виды вращающейся протоплазмы и т.д. Jour. Морф., XII, 1897.

Апостолидес, Н. Христо.

'82. Anatomie et développement des Ophiures. Аpx. Зоол. Expérим., X, 1882.

Аристотель.

Historia de animalibus, Julio Caesare, Scaligero interprete, cum ejusdem Commentariis. Толоса, MDCXIX, Библиотека. II, глава XX.

Arnoult de Nobleville et Salerne.

1756. Suite de la matière médicale de Geoffroy, t. 12, MDCCLVI.

Aschoff, L.

'95. Regeneration und Hypertrophie. Ergebnisse d. allg. Путь. Трансформироваться. und Physiol., 1895.

Бальбини, Э. Г.

88-й год. Recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliés. Рекуэйль зоол. de la Suisse, V, 1888.

'91. Sur les régénérations successives du peristome, etc., chez les stentors, etc. Зоол. Anz., 1891.

'91. Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliés. Аpx. микрогр., IV и V, 1891-93.

Бардин, К. Р.

'01. О физиологии желтой планарии и др. Am. Jour. Physiol., V, 1901.

Барфурт, Д.

91-'00. Регенерация. Ergebnisse Anat. und Entwickl. Merkel und Bonnet, 1891-1900.

'91. Versuche zur funktionellen Anpassung.—Zur Regeneration der Gewebe. Арх. ф. Микр. Анат., XXXVII, 1891.

93-й год. Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anat. Hefte, IX, 1893.

'94. Die Experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmassenteile bei den Amphibien. Arch. f. Entw.-mech., I, 1894.

99-й год. Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig? Arch. f. Entw.-mech., IX, 1899.

'99. Die Experimentelle Herstellung der Cauda bifida bei Amphibienlarven. Арх. ф. Энт.-механик., IX, 1899.

Барруа, Ж.

77-й год. Mémoire sur l'embryologie des némertes. Ann. Sc. Nat. (6), том VI, 1877.

Бейтсон, У.

'94. Материалы для изучения изменчивости, 1894.

Baudelot, E.

'69. De la régénération de l'extrémité céphalique chez le Lombric terrestre. Bull. Soc. d. Sc. Nat., Страсбургский, II, 1869.

Бенхэм, У. Б.

'96. Деление у нермертинов. Q. J. Micr. Sc., XXXIX, 1896.

Берг, Р. С.

'96. Über den Begriff der Heteromorphose. Арх. ф. Энт.-механик., III, 1896.

Берт, П.

60-х годов. Recherches Expérimentales. Ann. d. Sc. Natur. (5 серия), V, 1860.

Бикфорд, Э. Э.

'94. Заметки о регенерации и гетероморфозе у канальцевых гидроидов. Journ. Морф., IX, 1894.

Blumenbach.

1787. Specimen physiologiae comparatae inter animantia calidi et frigidi sanguinis; in commentationes soc. reg. scient. Геттингенский, Том. VIII. Геттинген, 1787 год.

Bock, M. von.

'97. Über die Knospung von Chaetogaster diaphanus. Jena. Zeit. f. Naturw., XXXI, 1897.

Бонне, ок.

1745. Traité d'insectologie. Seconde partie. Observations sur quelques espèces de vers d'eau douce, qui coupés par morceaux, deviennent autant d'animaux complets. Париж, 1745.

Бордаж, Э.

'97. Phénomènes d'autotomie observés chez les Nymphes de Monandropoda inuncans et de Raphiderus scabrosus. Компт. Rend. des séances de la Soc. de Biologie. Париж, 1897.

97-й год. Sur la régénération tétramérique du tarse des Phasmites. Там же., 1897.

98-й год. Sur les localisation des surfaces de régénération chez les Phasmites. Там же., 1898.

98-й год. Cas de régénération du bec des oiseaux expliqué par la loi de Lessona. Там же., 1898.

'99. Régénération des membres chez les Mantides, etc. Там же., XXVIII, 1899.

'99. Sur le mode probable de formation de la soudure-fémoro-trochantérique chez les Arthropodes. Там же., XXVIII, 1899.

'00. Об отсутствии регенерации в задних конечностях прямокрылых Saltatoria и его вероятных причинах. Ann. и Mag. из нац. История., 1900.

'00. Регенерация предплюсны и двух передних отделов конечностей у прямокрылых Saltatoria. Там же., 1900.

Родился в г.

97-м году. Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Арх. ф. Энт.-механик., IV, 1897.

Буленджер Г. А.

'88. О чешуе воспроизводимого хвоста у ящериц. Материалы. Зоол. Соч., Лондон, 1898.

Бовери, Th.

'89. Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. Ges. Morph. Физика. München, V, 1889.

'95. Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigelleier. Арх. ф. Энт.-механик., II, 1895.

'01. Über die Polarität des Seeigel-Eies. Вепханд, доктор физ.-мед. наук. Gesell. Würzburg (N. F.), XXXIV, 1901.

Брэнд, Ф.

96-го года. Fortpflanzung und Regeneration von Lemanea fluviatilis. Berichte d. deutsch. ботаник. Гезелл., V, 1896.

Брефельд, О.

77-й год. Die Entwicklungsgeschichte der Basidiomyceten. Ботан. Zeit., 1876.

’77. Botanische Untersuchungen. Schimmelpilze, III (page 69), 1877.

Бриндли, Х. Х.

’97. О регенерации ног у Blattidae. Материалы. Зоол. Соч., Лондон, 1897.

’98. О некоторых признаках воспроизводимых придатков у членистоногих, особенно у Blattidae. Там же., 1898.

Бруссоне, М.

1786. Observations sur la régénération de quelques parties du corps des Poissons. История. д. академик. Рой. des Sciences, 1786.

Bülow, С.

’82. Über Theilungs- und Regenerations-vorgänge bei Würmern. Арка. Naturg., XLIX, 1882.

83-й год. Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus, etc. Zeit. Висс. Зоол., XXXIX, 1883.

83-й год. Über anscheinend freiwillige und künstliche Theilung mit wechselnder Regeneration bei Coelenteraten, Echinodermen, und Vermes. Биол. Centralbl., III, 1883-84.

Бирнс, Эстер Ф.

98-й год. О регенерации конечностей у лягушек после удаления зачатков конечностей. Anat. Анз., XV, 1898.

Каднат, О.

76-го года. Du cristallin, anatomie et développement, usage et régénération. Thèse d’agrégation. Париж, 1876.

Cardanus, Hieronymus.

1580. Mediolanensis, medici, de subtilitate. Лугунди, MDLXXX.

Карно, П.

99-го года. Les régénérations d’organs. Париж, 1899.

Каррьер, Ж.

80-е годы. Studien über die Regenerations-Erscheinungen bei den Wirbellosen. Würzburg, 1880.

Шабри, Л.

87-й год. Contribution à l’embryologie normale et tératologique des ascidies simples. Journ. Anat. et Phys., XXIII, 1887.

Шантран, С.

73-й год. Expériences sur la régénération des yeux chez les écrevisses. Сост. изд., LXXVI, 1873.

Чун, С.

92-го года. Die Dissogonie der Rippenquallen. Festschr. f. Leuckart, 1892.

Колуччи, противник

85-го года. Studio sperimentale sulla rigenerazione degli arti e della coda nei Tritoni. Rendeconto delle sessioni della R. Accad. d. Scienze dell’ Ist. di Bologna, 1885.

’91. Sulla rigenerazione parziale dell’ occhio nei Tritoni. Memorie della R. Accad. delle Scienze dell’ Ist. di Bologna (Ser. V), I, 1891.

Конклин, Э. Г.

’98. Экологический и половой диморфизм у Crepidula. Справ. Акад. нац. Наука, Филадельфия, 1898.

Континьян.

90-е годы. Sur l’autotomie chez la Sauterelle et le Lezard. Компт. rend., 1890.

Coutière, Н.

’98. Notes sur quelques cas de régénération hypotypique chez Alpheus. Bull. Society. Ent., Франция, 1898.

Крэмpton, его превосходительство

’96. Экспериментальные исследования развития гастеропод. Арх. f. Entw.-mech., III, 1896.

’97. Полуэмбрион асидии. Нью-Йоркская академия наук. , X, 1897.

Дэлиелл, Дж. Дж.

’14. Наблюдения за некоторыми интересными явлениями в физиологии животных, демонстрируемыми несколькими видами планарий. Эдинбург, 1814.

’47. Редкие и замечательные животные Шотландии. Лондон, 1847-48.

’51. Силы творца, 1851.

Дарвин, С.

’54. Монография о циррепедии, 1854.

’68. Изменчивость животных и растений при одомашнивании, 1868.

Дэвенпорт, К. Б.

'93. Исследования морфогенеза. I. О развитии Cerata в Эолисе. Бюлл. Муз. Сост. Зоол., XXIV, 1893.

'94. Исследования по морфогенезу. № 2. Регенерация в Обелии и ее влияние на дифференцировку в зародышевой плазме. Anat. Anz. 9, 1894.

'97. Экспериментальная морфология, I и II. Нью-Йорк, 1897-99.

Давыдов, К.

'01. Beiträge zur Kenntnis der Regenerations Erscheinungen bei den Ophiuren. Zeit. Висс. Зоол., LXIX, 1901.

Delage, Y.

'95. La Structure de Protoplasma et les Théories sur L'Hérédité, 1895.

'99. Études sur la Merogonie. Арх. де Зоол. expérim. et générale, 1899.

Денди, А.

'56. О регенерации висцеральной массы при Antedon Rosaceus. Исследование. Биологическая лаборатория, колледж Оуэнса, I, 1856.

Девин, Х.

'94. Über das Abwerfen der Scheeren des Flusskrebsses. Биология. Centralb., V, 1894.

Driesch, H.

'90. Heliotropismus bei Hydroidpolypen. Зоол. Jahrb. (Syst. Abt.), V, 1890.

91-й год. Die Stockbildung bei den Hydroidpolypen und ihre theoretische Bedeutung. Биология. XI век, 1891.

91-й. Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie. Jena, 1891.

'91-'93. Entwicklungsmechanische Studien.

'91. I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Zeit. f. wiss. Zool., LIII, 1891.

'91. II. Über die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe der tierischen Formbildung. Там же.

'92. III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen. Zeit. f. wiss. Zool., LV, 1892.

'92. IV. Experimentelle Veränderungen des Typus der Furchung und ihre Folgen. Ibid.

'92. V. Von der Furchung doppelbefruchteter Eier. Ibid.

'92. VI. Über einige allgemeine Fragen der theoretischen Morphologie. Там же.

'93. VII. Exogastrula und Anenteria. Перчатка. зоол. Статистика. Neapel, II, 1893.

'93. VIII. Über Variation der Micromerenbildung. Там же.

93-й год. IX. Über die Vertretbarkeit der "Anlagen" von Ektoderm und Entoderm. Ibid.

'93. X. Über einige allgemeine entwicklungsmechanische Ergebnisse. Там же.

92-й год. Kritische Erörterungen neuerer Beiträge zur theoretischen Morphologie. II. Zur Heteromorphose der Hydroidpolypen. Биология. Век., XII, 1892.

93-й. Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. Anat. Anz., VIII, 1893.

'93. Zur Theorie der tierischen Formbildung. Биология. Век., XIII, 1893.

93-й. Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft. Leipzig, 1893.

'94. Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig, 1894. (Также Arch. f. Entw.-mech., IV, 1896.)

95. Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren. Arch. f. Entw.-mech., I, 1895.

95-й год. Zur Analysis der Potenzen embryonaler Orgazellen. Арх. ф. Энт.-механик., II, 1895.

96-й год. Die Maschinentheorie des Lebens. Биология. XVI век, 1896.

96-й. Über den Anteil zufälliger individueller Verschiedenheiten an ontogenetischen Versuchsergebnissen. Арх. ф. Энт.-механик., III, 1896.

96-й год. Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus. Арх. ф. Энт.-механик., III, 1896.

96-й год. Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Арх. ф. Энт.-механик., IV, 1896.

96-й год. Über einige primäre und sekundäre Regulationen in der Entwicklung der Echinodermen. Арх. ф. Энт.-механик., IV, 1896.

96-й год. Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia. Vierteljahrsschr. Nat. Ges., Zürich, XVI, 1896.

'97. Über den Wert des biologischen Experiments. Арх. ф. Энт.-механик., V, 1897.

97-й год. Neuere Beiträge zur exakten Morphologie in englischer Sprache. III (1896). Арх. ф. Энт.-механик., V, 1897.

'97. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. I. Von den Regulationen Wachstums- und Differenzierungsfähigkeiten der Tubularia. Арх. ф. Энт.-механик., V, 1897.

97-й год. Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Арх. ф. Энт.-механик., V, 1897.

98-й год. Über rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Арх. ф. Энт.-механик., VII, 1898.

99-й год. Von der Methode der Morphologie. Биол. XIX век, 1899.

99-й. Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Арх. ф. Энт.-механик., VIII, 1899.

99-й год. Studien über das Regulationsvermögen. II. Quantitative Regulationen bei der Reparation der Tubularia. Арх. ф. Энт.-механик., IX, 1899. III. Notizen über die Auflösung und Wiedergebilde des Skeletts von Echinidenlarven. Там же.

’00. Die isolirten Blastomeren des Echinidenkeimes. Арх. ф. Entw.-механик., X, 1900.

’00. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. IV. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Арх. ф. Entw.-механик., X, 1900.

99-й год. Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Thiere. Ergebn. d. Anat. u. Entw. (1898), 1899.

’01. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. V. Ergänzende Beobachtungen an Tubularia. Арх. ф. Энт.-механик., XI, 1901.

Дриш Х. и Морган Т. Х.

95-й год. Zur Analysis der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoreneies. Арх. ф. Энт.-механик., II, 1895. (Also Driesch: Bemerkungen, etc., Zool. Anz., 1896.)

Дюжес, А.

’28. Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annélides abranched. Annales des Sci. nat. (5), XVI, 1828.

’29. Mémoire sur les espèces indigènes du genre Lacerta. Annales des Sciences naturelles, XVI, 1829.

Duméril, A.

’67. Expériences démontrant que la vie aquatique des Axolotle abranched extérieurs se continue après l’ablation des loupes branchiales. Nouvelles Archives du Museum., III, 1867.

Дуйн, Дж. ван.

96-й год. Über Heteromorphose bei Planarien. Pflüger’s Arch., LXIV, 1896.

Ehlers, E.

’69. Die Neubildung des Kopfes und der vorderen Körpertheile bei polychaeten Anneliden. Erlangen, 1869.

’99. Палоло. Биология. Централб., XIX, 1899.

Eimer, Th.

’73. Über Künstliche Theilbarkeit von Aurelia aurila und Cyanea capillata. Старший доктор физ.-мед. наук. Gesell. zu Würzburg (N. F.), VI (Dec.), 1873.

Эмери, К.

97-го года. Wer hat die Regeneration der Augenlinse aus dem Irisepithel zuerst erkannt und dargestellt? Anat. Anz., XIII, 1897.

Эндрес, Х.

95-го года. Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. II. Theil. Арх. ф. Энт.-механик., II, 1895-96.

95-й год. Über Anstich- und Schnürversuche an Eier von Triton taeniatus, 73 jahreb. d. Schles. Ges. f. Vaterl. Kultur, 18 Juli, 1895.

Эндрес Х. и Уолтер, его Превосходительство

95-го года. Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. I. Theil. Арх. ф. Энт.-механик., II, 1895.

Фидлер, К.

91-й год. Entwicklungsmechanische Studien an Echinodermeiern. Festschr. Nägeli u. Kölliker, Zurich, 1891.

Фишель, А.

97-й год. Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei, 1-4. Арх. ф. Энт.-механик., VI, 1897-98.

98-й. Über die Regeneration der Linse. Anat. Anz., XIV, 1898.

Флемминг, У.

80-х годов. Über Epithelregeneration und sogen. freie Kernbildung. Арх. ф. микр. Anat., XVIII, 1880.

Флекснер С.

’98. Регенерация нервной системы Planaria torva и анатомия нервной системы двуглавых форм. Jour. Морф., XIV, 1898.

Форест-Хилд, Ф. де.

’98. Исследование регенерации мхов. Бот. Газ., XXVI, 1898.

Фрейсс, П.

85-го года. Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders bei Amphibien und Reptilien. Kassel und Berlin, 1885.

Фредерик, Л.

83 года. Sur l’autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux. Арх. д. Зоол. expérim. (Серия 1),

1883.

87-й год. L'autotomie chez les étoiles de mer. Revue Scientifique (Ser. 3), XIII, 1887.

'93. L'autotomie ou la mutilation dans le règne animal. Булла. де Акад. рой. de Belgique (Ser. 3), XXVI, 1893.

Frenzel, J.

'91. Über die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Thiere. Арх. ф. д. Геш. Физиол., LI, 1891.

Friedländer, B.

'95. Über die Regeneration herausgeschnittener Theile des Central nerven-systems von Regenwürmern. Zeit. f. Wiss. Зоол. LX, 1895.

98-й год. Über den sogenannten Palolowurm. Биол. XVIII век, 1898.

99-й. Nochmals der Palolo, etc. Биол. Centralbl., XIX, 1899.

Fuhrmann, M.

'98. Sur les phénomènes de la régénération chez les Invertébrés. Арх. Нац. наук, V, 1898.

Гаше, М. X.

'34. Mémoire sur la reproduction de la queue des reptiles sauriens. Actes de la société linnéenne de Bordeaux, Nr. 36, 25 Juillet, 1834.

Гайят, М. Дж.

73 года. Experimentalstudien über Linsenregeneration. Клин. Понедельник. für Augenheilk., 1873.

Геснер, Конрад.

1686 год. Historiae animalium. Библиотека. II, MDCLXXXVI.

Джард, А.

'95. Polydactylie provoquée chez Pleurodèles Walthii Mich. Компт. Rend. Soc. Биол., II, 1895.

96-й год. Y a-t-il antagonisme entre la "Greffé" et la "Régénération." Там же., 1896.

97-й год. Sur les régénérations hypotypiques. Там же., IV, 1897.

97-й год. Sur l'autotomie parasitaire, etc. Там же., 1897.

Glückselig, M. Ch.

'63. Über das Leben der Eidechsen, Verhandl. d. zool.-bot. Vereins in Wien., XIII, 1863.

Godelmann, R.

'01. Beiträge zur Kenntniss von Bacillus Rosii Fabr. mit besonderer Berücksichtigung der bei ihm vorkommenden Autotomie und Regeneration einzelner Gliedmassen. Арх. ф. Энт.-механик., XII, 1901.

Гебель, К.

98-й год. Organographie der Pflanzen. I. Allgemeine Organographie, Jena, 1898.

Гетте, А.

69-й год. Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmassenskeletts der Molche. Tübingen, 1869.

Гонин, Дж.

96-й год. Étude sur la Régénération du cristallin. Ziegler's Beiträge z. pathol. Anat., XIX, 1896.

Гудсер, Х. Д. С.

44-го года. Краткий отчет о способе воспроизводства утраченных частей у ракообразных. Ann. и Mag. Nat. Hist., XIII, 1844.

Graber, V.

'67. Zur Entwicklungsgeschichte und Reproductionsfähigkeit der Orthopteren. Berichte d. kaiserl. Akad. d. wiss. Wien. LV, 1867.

Гриф, Р.

67-й год. Über Actinosphaerium Eichhornii, etc. Арх. ф. Микр. Anat., III, 1867.

Griffini e Marchio.

'99. Sulla rigenerazione totale della retina nei tritoni. Riforma med., 1899.

'99. Sur la régénération de la rétine chez les tritons. Арх. итал. de Biolog., XII.

Грубер, А.

84-'5. Über Künstliche Theilung bei Infusorien, I. Biolog. Centralbl., IV, 1884-85.

'85-'6. То же, часть II. Там же., V, 1885-86.

'86. Beiträge zur Kenntniss der Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. Nat. Ges. Freiburg, I, 1886.

'87. Mikroskopische Vivisektion. Бер. д. Натурфор. Gesell. zu Freiburg, II, 1887.

Haeckel, E.

'68. Monographie der Moneren. Jena Zeit. f. Naturwiss., IV, 1868.

'69. Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren (page 73), 1869.

'78. Die Kometenform der Seesterne und der Generationswechsel der Echinodermen. Zeit. f. wiss. Зоол., XXX, 1878.

Харгитт, К. У.

97-й год. Недавние эксперименты по регенерации. Зоол. Булл., I, 1897.

'99. Экспериментальные исследования гидромедуз. Биолог. Булл., I, 1899.

Харрисон, Р. Г.

'98. Рост и регенерация хвоста личинки лягушки. Arch. f. Entw.-mech., VII, 1898.

Hasse, H.

'98. Über Regeneration bei Tubifex rivulorum. Zeit. wiss. Зоол., LXV, 1898.

Хейзен, А. П.

'99. Регенерация головы вместо хвоста у дождевого червя. Anat. Anz., XVI, 1899.

Хайдер, К.

97-й год. Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Зоол. Centralb., IV, 1897.

Heineken, C.

'28-'29. Эксперименты и наблюдения по отбрасыванию и размножению ног у крабов и пауков. Зоол. Журнал, IV, 1828-29.

Гепке, П.

'97. Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Zeit. wiss. Зоол., LXV, 1897.

Хербст, С.

'94. Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Morphologie. Биол. Centralb., XIV und XV, 1894 u. 1895.

'95-'99. Über die Regeneration antennenähnlicher Organe an Stelle von Augen. I. Arch. f. Entw.-mech., II, 1895.

'96. II. Versuche an Sicyonia sculpta. Vierteljahrsschr. d. Naturf.-Ges., Zurich, 1896.

'99. III et IV. Weitere Versuche, u. s. w. Arch. f. Entw.-mech., IX, 1899.

'96. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung, etc. Арх. Entw.-mech., II, 1896.

97-й год. Über die zur Entwicklung der Seeigellarven nothwendigen anorganischen Stoff, I. *Ibid.*, V, 1897.

Эркюле, К. э.н.

75-го года. Recherches sur l'organisation et la developpement des volucelles, 1875.

Герлицка, А.

96-й год. Contributo allo studio della capacita evolutiva dei due primi blastomeri nell'uovo di tritoni (triton cristatus). Арх. ф. Энт.-механик., II, 1896.

Херрик, Ф. Х.

95-й год. Американский лобстер. Булл. Рыбохозяйственная комиссия США, 1895.

Hertwig, O.

'85. Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. Jena Zeit., XVIII, 1885.

'85. Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilungen der Zellen? *Там же.*, 1885.

90-й год. Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. *Там же.*, XXIV, 1890.

'92. Urmund und Spina bifida. Арх. ф. микр. Anat. XXXIX, 1892.

92-й год. Ältere und neuere Entwicklungstheorien. Rede. Berlin, 1892.

'93. Über der Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Арх. ф. микр. Anat. XLII, 1893.

'94. Zeit- und Streitfragen der Biologie, I. Präformation oder Epigenesis? Jena, 1894.

'95. Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. I. Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einfluss schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Арх. ф. микр. Анат., XLIV, 1895.

'96. Experimentelle Erzeugung tierischer Missbildung. Festschr. Gegenbaur., II, 1896.

'97. Zeit- und Streitfragen, II. Mechanik und Biologie, Jena, 1897.

'98. Über den Einfluss der Temperature auf die Entwikelung von Rana fusca und Rana esculenta. Арх. ф. микр. Anat., LI, 1898.

'98. Die Zelle und Die Gewebe. II. Allgemeine Anatomic und Physiologie der Gewebe. Jena, 1898.

'98. Beiträge, etc., IV. Über einige durch Centrifugalkraft in der Entwicklung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. Арх. ф. микр. Анат., LIII, 1898.

Hescheler, K.

'96-'98. Über Regenerationvorgänge bei Lumbriciden, I u. II. Jena. Zeit., XXX, 1896, und XXXI, 1898.

Хирота, С.

’95. Анатомические заметки о “Комете” Linkia Multifora. Зоол. Mag. Токио, VII, 1895.

Его же, W.

75. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Лейпциг, 1875.

Hofer, B.

’89. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. Jena. Zeitsch. f. Naturf. (N. F.), XVII, 1889.

Хорст, Р.

86-го года. Zur Regenerationslitteratur. Зоол. Anz., IX, 1886.

Привет, пиарщик

71-го года. Развитие лурид-амблистомы. Американский натуралист, 1871.

Хубрехт, А. А. В.

87-й год. Отчет о немертиах. Отчеты об экспедиции "Челленджер", 1887 год.

Ишикава, С.

90-е годы. Trembley’s Umkehrungsversuche an Hydra nach neuen Versuchen erklärt. Zeit. f. wiss. Зоол., XLIX, 1890.

Джост, Э.

’95. Transplantationsversuche an Regenwürmern. Sitz. ber. d. Gesell. z. Berf. d. ges. Naturwiss. zu Marburg, 1895.

’97. Пересадки, например, поясничного отдела позвоночника. Арх. ф. Энт.-механик. V, 1897.

Johnstonus, Joannes.

1657. Historiae naturalis de quadrupedibus. Amstelodami, MDCLVII, t. I, lib. IV, c. II, ст. I ст. II.

Kennel, J. von.

’82. Über Teilung und Knospung der Tiere. Dorpat, 1882.

’82. Über Ctenodrilus pardalis. Arb. a. d. zool. зут. Инст. Würzburg, V, 1882.

’88. Biologische und Faunistische Notizen aus Trinidad. Арб. д. Зоол.-Зоот. Inst., Würzburg, VI, 1888.

Кинберг, Дж. Г. Х.

67-й год. Om regeneration af hufvudet och de främre segmenterna hos Annulat. Oefversigt af. kongl. Vetenskaps Akademiens Förhandlingar, 1867.

Кинг, Х. Д.

98-го года. Регенерация у Asterias vulgaris Arch. f. Entw.-mech., VII, 1898.

’00. Дальнейшие исследования регенерации у Asterias vulgaris. Там же., IX, 1900.

Кляйн, Эдм. Дж.

95-97-е годы. Regeneration, Transplantation und Autotomie im Thierreich. Фауна Люксембург, 5-7, 1895-97.

Найт, Т. А.

’09. О происхождении и образовании корней. Филол. Пер., 1809.

Кни, Л.

89-й год. Umkehrversuch mit Ampelopsis quinquefolia. Berichte d. deutsch. ботан. Gesellsch., VII, 1889.

Kochs, W.

’97. Versuche über Regeneration von Organen bei Amphibien. Арх. ф. микр. Анат., XLIX, 1897.

Korschelt, E.

’97. Über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer. Sitzungsber. Ges. Naturw., Marburg, 1897.

’98. Über Regenerations- und Transplantationsversuche bei Lumbriciden. Бер. Зоол. Гэс., 1898.

Kowalevski, A. F.

’72. Über die Vermehrung der Seesterne durch Theilung und Knospung. Zeit. wiss. Зоол., XXII, 1872.

Krämer, A.

’47. Über den Palolowurm, 1847.

’99. Palolo untersuchungen. Биол. Centralbl., XIX, 1899.

’99. Palolo untersuchungen in October und November, 1898. Там же.

Краусс, Х.

98-й год. Selbstverstümmelungen bei den Heuschrecken. Прометей, IX, 1898.

Кребер, Дж.

’00. Экспериментальная демонстрация регенерации глотки Allolobophora из энтодермы. Биол. Бюллетень, II, 1900.

Lacépède, B. G. E. de.

1788. Histoire naturelle des quadr. яйцеклетка. et des serpentes. 1788.

Лэнг, А.

88-го года. Über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere. Jena, 1888.

Lefèvre, G.

'98. Регенерация у кордилофоры. Циркуляры Университета Джона Хопкинса, 8 февраля 1898 г.

Лессона, М.

'69. Sulla riproduzione della parte in multi animali. Atti della Soc. Итал., X, 1869.

Лилли, Ф. Р.

'96. На мельчайших участках Стентора, способных к регенерации. Journ. Морф., XII, 1896.

Лилли Ф. Р. и Ноултон Ф. П.

'97. О влиянии температуры на развитие животных. Зоол. Вестник, I, 1897.

Lindemuth, H.

Über Bildung von Bulben, etc. Ber. bot. Gesell., XIV.

Леб, Дж.

91-го года. Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. I. Über Heteromorphose. Würzburg, 1891.

'92. Untersuch., etc. II. Organbildung und Wachstum. Würzburg, 1892.

'92. Исследования в области физиологической морфологии. III. Эксперименты по расщеплению. Journ. Morph., VII, 1892.

'94. О некоторых фактах и принципах физиологической морфологии. Биолог. Лект., Вудс-Холл, в 1893, 1894 годах.

'94. Über eine einfache Methode, zwei oder mehr zusammengewachsene Embryonen aus einem Ei hervorzubringen. Pflüger's Arch., LV, 1894.

'94. Über die Grenzen der Teilbarkeit der Eisubstanz. Pflüger's Arch., LIX, 1894.

'95. Beiträge zur Entwicklungmechanik der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen. Arch. f. Entw.-mech., I, 1895.

95-й год. Bemerkungen über Regeneration. Арх. ф. Энт.-механик., II, 1895.

96-й год. Über den Einfluss des Lichts auf Organbildung bei Tieren. Pflüger's Arch., LXIII, 1896.

'96. Hat das Centralnervensystem einen Einfluss auf die Vorgänge der Larvenmetamorphose? Арх. ф. Энт.-механик., IV, 1896.

97-й год. Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Pflüger's Arch., LXVI, 1897.

'98. О строении яйца и наследственности инстинктов. Мониет., VIII, 1898.

'98. Ассимиляция и наследственность. Мониет., VIII, 1898.

99-й год. Über die angebliche gegenseitige Beeinflussung der Furchungszellen und die Entstehung der Blastula. Арх. ф. Энт.-механик., VIII, 1899.

99-й год. Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Arch. f. Entw.-mech., VIII, 1899.

'00. О трансформации и регенерации органов. Ам. Журнал. из физиологии., IV, 1900.

Леб, Л.

'97. Über Transplantation von Weisser Haut auf einen Defect in Schwarzer Haut und umgekehrt am Ohr des Meerschweinchens. Арх. ф. Энт.-механик., VI, 1897.

98-й год. Über Regeneration des Epithels. Арх. ф. Энт.-механик., VI, 1898.

99-й год. Эксперимент-изучение трансформации эпителия в соединительную ткань. Медицина, 1899.

Макинтош, У. К.

'70. Заметки о развитии утраченных частей тела у немерцев. Journ. Linn. Soc., X, 1870.

'73-'74. Морские британские кольчатые черви. 1873-74.

Magnus, Albertus.

1661. Ordinis praedicatorum de animalibus, Lib. XXVI, том VI. Лугунди, MDCLI.

Молл, Ф. П.

'96. Выворот кишечника. Отчеты больницы Джона Хопкинса, I, 1896.

Marenzeller, F. von.

'79. Die Aufzucht des Badeschwamms aus Theilstücken. Verh. Зоол.-бот. Гэс. Wien., XXXVIII, 1879.

Мартинотти, К.

90-х годов. Über Hyperplasie und Regeneration der drüsigen Elemente in Beziehung auf ihre Functionsfähigkeit. Centralbl. f. allg. Патол., I, 1890.

Martins, E. von.

'66. Über ostasiatische Echinodermen. Archiv. f. Naturgesch., L, 1866.

'84. Über das Wiedererzeugungsvermögen bei Seesternen. Sitz. d. Gesell. naturf. Freunde zu Berlin, 1884.

Майер, К.

59-го года. Reproduktionsvermögen und Anatomie der Naiden. Ver. Nat. Vereins, Rheinlande XVI, 1859.

Мазза, Ф.

90-е годы. Sulla ringenerazione della pinna caudale in alcuni Pesci. Atti Soc. Лигуст. Sc. N., I, 1890.

Мишель, А.

'98. Recherches sur la régénération chez les Annelides. Булла. Sc. France et Belg., XXXI, 1898.

Мингаццини, П.

91-го года. Sulla rigenerazione nei Tunicati. Болл. Соч. Неаполь, V, 1891.

Monti, R.

'00. Studi Sperimentali sulla Regenerazione nei Rebdoceli marini. Рендиконти Д. Р. Инст. Ломбардский университет, (серия II) XXXIII, 1900.

'00. La ringenerazione nelle Planarie marine. Мем. Р. Инст. Ломб. науч.-лит.-кл. мат. нац., XIX, 1900.

Морган, Т. Х.

'93. Экспериментальные исследования костистых яиц. Anat. Anz., VIII, 1893.

'93. Экспериментальные исследования яиц иглокожих. Там же., IX, 1893.

'95. Исследование метамерии. Q. J. Micr. Sc., XXXVII, 1895.

'95. Формирование эмбриона рыбы. Jour. Morph., X, 1895.

'95. Половинки и целые эмбрионы из одного из первых двух бластомеров яйцеклетки лягушки. Anat. Anz., X, 1895.

'95. Исследование вариации спайности. Arch. f. Entw.-mech., II, 1895.

'95. Исследования "частичных" личинок Sphaerechinus. Там же., II, 1895.

95-й год. Оплодотворение безъядерных фрагментов яиц иглокожих. Там же., II, 1895.

'96. Количество клеток у личинок из изолированных бластомеров Amphioxus. Там же., III, 1896.

'97. Регенерация у Allolobophora foetida. Там же., V, 1897.

'97. Развитие яйца лягушки. Нью-Йорк, 1897.

'98. Механика развития. Наука, N. S., VII, 1898.

'98. Экспериментальные исследования регенерации Planaria maculata. Arch. f. Entw.-mech., VIII, 1898.

'98. Регенерация и подверженность травмам. Зоол. Бюллетень, I, 1898.

'99. Регенерация ткани, состоящей из частей двух видов. Биол. Бюллетень, I, 1899. '99. Регенерация у гидромедузы, Gonionemus vertens. Американский натуралист, XXXIII, 1899.

'99. Подтверждение открытия Спалланцани дождевого червя, у которого вместо головы регенерируется Хвост. Anat. Anz., XV, 1899.

'99. Дальнейшие эксперименты по регенерации ткани, состоящей из частей двух видов. Биол. Вестник, I, 1899.

'99. Некоторые проблемы регенерации. Биологические лекции, Вудс Холл (1898), 1899.

'00. Дальнейшие эксперименты по регенерации придатков рака-отшельника. Anat. Anz., XVII, 1900.

'00. Возрождение: старые и новые интерпретации. Биологические лекции, Вудс Холл (1899), 1900.

'00. Регенерация в бипалии. Arch. f. Entw.-mech., IX, 1900.

'00. Регенерация у планарий. Там же., X, 1900.

'00. Регенерация костистых костей. Там же., X, 1900.

'01. Регенерация в канальцах. Там же., XI, 1901.

'01. Проблема развития. Международный ежемесячник, 1901.

'01. Факторы, определяющие регенерацию антеннулярий. Биол. Бюллетень, II, 1901. '01. Регенерация пропорциональных структур в стенторе. Биология. Бюллетень, II, 1901.

'01. Регенерация у Planaria lugubris. Арх. ф. Энт.-механик., XII, 1901.

Морган, Т. Х., и Цуда, Уме.

93-й год. Ориентация яйца лягушки. Q. J. Micr. Sc., XXXV, 1893.

Müller, E.

'96. Über die Regeneration der Augenlinse nach Extirpation derselben bei Tritonen. Арх. ф. микр. Анат., XLVII, 1896.

Müller, F.

'80. Haeckel's Biogenetische Grundgesetz bei der Neubildung verlorener Glieder. Kosmos, VIII, 1880-81.

Müller, E.

'95. Über das Wiederwachsen (Regeneration) von Körperteilen. Jahresb. d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemberg, LVI, 1895.

Müller, H.

'64. Über Regeneration der Wirbelsäule und des Rückenmarkes bei Tritonen und Eidechsen. Франкфурт-на-Майне, 1864.

Müller, O. F.

1771. Von Würmern des süßen und salzigen Wassers. 1771.

Nägeli, C. von.

'84. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.

Ньюпорт, Г.

'44. О воспроизведении утраченных частей у многоножек и насекомых. Фил. Пер., 1844.

Nussbaum, M.

'84. Über spontane und künstliche Zellteilung. Sitz. d. Niederrh. Ges., 1884.

'86. Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Die spontane und künstliche Teilung der Infusorien. Арх. ф. микр. Анат., XXVI, 1886.

'87. Über die Teilbarkeit, etc. II. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Арх. ф. микр. Анат., XXIX, 1887.

91-й год. Mechanik des Trembleyschen Umstülpungsversuchs. Арх. ф. микр. Анат., XXXVI, 1891.

'94. Die mit der Entwicklung fortschreitende Differenzierung der Zellen. Sitz.-Ber. Niederrh. Ges. Bonn, 1894.

Нуссбаум Дж. и Сидориа С.

90-е годы. Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge nach Künstlichen Verletzungen bei älteren Bachforellen embryonen (Salmo fario. L.). Arch. f. Entw.-mech., X, 1890.

Парк, Х. Х.

'00. Вариации и регуляция аномалий у Hydra. Арх. f. Entw.-механик., X, 1900.

Паркер, Г. Х., и Бернетт, Ф. Л.

00-го года. Реакции планарий с глазами и без глаз на свет. Ам. Журнал, Физиология., IV, 1900.

Парона, С.

91-й год. L'Autotomie e la regeneratione delle appendici dorsale nella Tethys lepornia. Atti della R. Università di Genova, VII, 1891. (Также зоол. Anz., XIV, 1891.)

Пиблз, Флоренс.

'97. Экспериментальные исследования Гидры. Arch. f. Entw.-mech., V, 1897.

'98. Влияние температуры на регенерацию гидры. Зоол. Булл., II, 1898.

'00. Эксперименты по регенерации и прививке Hydrozoa. Арх. f. Entw.-механик., X, 1900.

Перье, изд.

72-го года. Recherches sur l'Anatomie et la Régénération des Bras de la Comatula rosacea. Арх. Зоол. Expériment., II, 1872.

'73. Sur l'Autotomie et la Régénération des Bras de la Comatula. Арх. Зоол. Expériment., II, 1873.

Peters, A.

'89. Über die Regeneration des Endothels der Cornea. Арх. ф. Микр. Анат., XXXIII, 1889.

Петроне, А.

'84. Du processus régénérateur sur le poumon, sur la foie et sur le rein. Archiv. Итал. д-р биол. наук, V, 1884.

Pfeffer, W.

'97. Pflanzenphysiologie, 1897.

Pflüger, E.

'77. Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Pflüger's Arch., XV, 1877.

'83. Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. Pflüger's Arch., XXXI, 1883.

'83. Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryos. Pflüger's Arch., XXXII, 1883.

'84. Über die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. Pflüger's Arch., XXXIV, 1884.

Филлипо, Дж. М.

66-67-е годы. Experience démontrant que les membres de la salamandre aquatique (Triton cristatus) ne se régénèrent, etc. Компт. Ранд. д. л'Акад. de Science, 1866-67.

'67. Sur la régénération des membres chez l'Axolotl (Siren pisciformis). Там же., 1867.

74-й год. Note sur les résultats de l'extirpation complète d'un des membres antérieurs sur l'Axolotl et sur la salamandre aquatique. Gaz.

Méd. de Paris, 1874.

'76. Expériences montrant que les mamelons extirpés sur des jeunes Cochons d'Inde ne se régénèrent point. *Компт. Rend.*, 8 Fev., 1876.

'76. Les membres de la salamandre aquatique bien extirpés ne se régénèrent point. *Компт. Разрыв.*, LXXXII, № 20, 1876.

'79. Note sur la régénération de l'humeur vitrée chez les animaux vivant, lapins, cochons d'Inde. *Gaz. Méd. de Paris*, 1879.

'79. Sur la rétablissement de la vue chez les cochons d'Inde après l'extraction des humeurs vitrée et cristalline. *Gaz. Méd. de Paris*, 1879.

'80. Note sur la production de l'oeil chez la salamandre aquatique. *Gaz. Méd. de Paris*, 1880.

Пиана, Г.

94-й год. Ricerche sulla polidactilia acquisita determinata sperimentale nei tritoni e sulla coda supernumera nelle lucertole. *Рик. Laboratorio. di Anat. norma. di Roma*, IV, 1894.

Плиний, Секундус.

'77. *Secundi historia mundi*. Библиотека. XXXVII, Библиотека. XI.

Понфик, Э.

90-е годы. Über Rekreation der Leber. *Verhandl. des X Intern. Kongresses zu Berlin*, II, 1890.

Porta, Jo. Baptista.

1650. *Neapolitani magiae naturalis libri viginti*. Rhotomagi MDCL. Lib. II.

Прантл, К.

'74. Untersuch. über die Regeneration des Vegetations-punktes an Angiospermenwurzeln. *Arb. a. d. Бот. Институт. in Würzburg*, IV, 1874.

Прейер, У.

86-го года. Über die Bewegungen der Seesterne. *Mitth. Зоол. Статистика. Neapol.*, VII, 1886-87.

Прингсхайм, Г.

76-й год. Über Vegetative Sprossen der Moosfrüchte. *Monatsberichte d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin*, Juli, 1876.

Przibram, H.

'96. Regeneration bei den Crustaceen. *Зоол. Anz.*, XIX, 1896.

99-й год. Die Regeneration bei den Crustaceen. *Арб. д. Зоол. Инст. in Wien.*, II, 1899.

'00. Experimentelle Studien über Regeneration. *Биол. Центральный вестник*, XX, 1900.

Четверостишья, А.

'65. *Histoire naturelle des Annélées*. I (стр. 126), 1865.

Рэнд, Х. В.

'99. Регенерация и регуляция у *Hydra viridis*. *Arch. f. Entw.-mech.*, VIII, 1899.

'99. Регуляция аномалий трансплантата у Гидры. *Arch. Entw.-механика*. IX, 1899.

Рэндольф, Харриет.

92-й год. Регенерация хвоста в поясничном отделе. *Jour. Morph.*, VII, 1892.

'97. Наблюдения и эксперименты по регенерации у планарий. *Арх. ф. Энт.-механик.*, 5, 1897.

Рэнкин, Д. Р.

'57. О строении и повадках медлительного червя (*Anguis fragilis* Linn.). Эдинбургский новый философ. *Jour. (N. S.)*, V, 1857.

Rauber, A.

'95. Die Regeneration der Krystalle, I. *Leipzig*, 1895. II, 1896.

Réaumur, R. A. de.

1712. *Sur les diversées Reproductions*. Член академии наук, 1712.

1742. *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*. Tome VI, Préface, 1742.

Рибберт, Х.

94-й год. Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration. *Arch. f. Entw.-mech.*, I, 1894.

97-й год. Über Veränderungen transplanierter Gewebe. *Арх. ф. Энт.-механик.*, VI, 1897.

97-й год. Über Rückbildung an Zellen und Geweben und über die Entstehung der Geschwülste. *Bibl. med. Abt.*, C, 1897.

98-й год. Über Veränderungen der abnorm. gekrümmten Schwanzwirbelsäule des Kaninchens. *Арх. ф. Энт.-механик.*, VI, 1898.

98-й год. Über Transplantation von Ovarium, Hoden, und Mamma. *Арх. ф. Энт.-механик.*, VII, 1898.

Ривель, Х.

96-й год. Die Regeneration des Vorderdarms und Enddarms bei einigen Anneliden. *Zeit. viss. Зоол.*, LXII, 1896.

Риттер, У. Э., и Конгдон, Э. М.

'00. Об ингибировании искусственным разрезом плоскости нормального деления при стеностоме. Доклад. Калифорнийская

академия. Наука, II, 1900.

Röthig, P.

'98. Über Linsenregeneration. Инаугурация.-Дисс. Berlin, 1898.

Py, Y.

83-го года. Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig, 1883.

'85. Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. I. Zur Orientierung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Zeit. f. Biologie, XXI, 1885.

'84. II. Über die Entwicklung des Froscheies bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Breslauer aerztl. zeitsch., 1884.

'85. III. Über die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. Там же., 1885.

'87. IV. Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Kopulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes. Арх. ф. микр. Anat., XXIX, 1887.

'88. V. Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, etc. Virchow's Archiv, CXIV, 1888.

'91. VI. Über die morphologische Polarization von Eiern und Embryonen durch den elektrischen Strom. Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien., CI, 1891.

'90. Die Entwicklungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. Wien, 1890.

'92. Über das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verhandl. Anat. Gesell. Wien., 1892.

'93. Über Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen, Anat. Hefte, II, 1893.

'93. Über die Spezifikation der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. Биол. Centralbl., XIII, 1893.

'94. Über den Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfrosches. Arch. f. Entw.-mech., I, 1894.

95-й год. Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. Leipzig, 1895.

'95. Über die verschiedene Entwicklung isolierter erster Blastomeren. Arch. f. Entw.-mech., I, 1895.

96-й год. Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich berührender Furchungszellen, etc. Там же., III, 1896.

'96. Über die Bedeutung "geringer" verschiedenheiten der relativen Grösse der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas. Там же., IV, 1896.

97-й год. Für unser Programm und seine Verwirklichung. Там же., V, 1897.

'96. Zu H. Driesch's "Analytischer Theorie der organischen Entwicklung." Там же., IV, 1896.

'00. Berichtigungen zu O. Schultze's jüngstem Aufsatz über die Bedeutung der Schwerkraft, etc. Там же., X, 1900.

Сакс, Дж.

80-х годов. Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten d. bot. Instituts Würzburg, II, 1880-82.

'93. Physiologische Notizen, I. Flora, 1893.

Саразин, П. и Ф.

88-й год. Knospenbildung bei Linckia multiformis. Ergebn. Naturforschung auf Ceylon, 1884-85. I. Wiesbaden, 1888.

Sars, G. O.

'75. Исследования структуры и родства рода Brisinga. Христиания, 1875.

Шанер, А.

'98. Experimentelle Studien an Amphibienlarven. I. Haben künstlich angelegte Defekte des Centralnervensystems oder die vollständige Elimination desselben einen **nachweisbaren Einfluss auf die Entwicklung des Gesamtorganismus junger Froschlarven?** Арх. ф. Энт.-механик., VI, 1898.

Schiedt, R. R.

'92. Диффузная пигментация эпидермиса устрицы обусловлена длительным воздействием Света. Регенерация панциря и потеря приводящей мышцы. Доклад. Акад. нац. наук. Филолог., 1892.

Schinkewitsch, W.

'00. Über einer Fall von Heterotopie der Haare. Verh. d. k. Naturforscher Gesell. в Санкт-Петербурге, XXX, 1900.

Schmidt, E. O.

'75. Spongien. Jahresb. Связь. Untersuch. Deutschen Meere in Kiel, II und III, Jahrg., 1875.

Schostakowitsch.

'94. Über Regeneration, etc., bei Lebermoosen. Flora, Ergänzungsband, 1894.

Schultz, E.

’98. Über die Regeneration von Spinnenfüßen. Трав. Соц. нац. Спб., XXIX, 1898.

Schultze, E.

’99. Aus dem Gebiete der Regeneration. Zeit. f. wiss. Зоол., LXVI, 1899.

Schultze, L. S.

’99. Die Regeneration des Ganglion von Ciona intestinalis, L. und über das Verhältnis der Regeneration und Knospung zur Keimblätterlehre. Jena Zeit. f. Naturwiss., XXXIII, 1899.

Schultze, O.

’94. Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hülfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entw.-mech., I, 1894.

99-й год. Über das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie. im Verlauf der Entwicklung. Archiv. f. Mikr. Anat., LV, 1899.

99-й год. Über die Nothwendigkeit der freien Entwicklung des Embryo. Там же., 1899.

Скаддер, С.

68-’69 годы. Труды Бостонского общества естественной истории (стр. 99), XII, 1868-69.

Семон, Р.

89-го года. Neubildung der Scherbe in der Mitte eines abgebrochenen Seesternarmes. Jena. Zeit. f. Naturw., XXIII, 1889.

Семпер, К.

68-го года. Reisen in Archipel der Philippinen, II, 1868.

’76. Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Арб. зоол.-зоот. Инст. Würzburg, III, 1876.

Siebold.

’28. Observationes quaedam de Salamandris et Tritonis. Дисс.... Беролини, 1828.

Симрот, Х.

77-й год. Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens. Zeit. f. wiss. Зоол., XXVIII, 1877.

Спалланцани, Л.

1782. Risultati di esperienze sopra la riproduzione della Testa nelle Lumache Terrestri. Memoria di Matematica e Fisica della Societa italiana, tomo I, Verona, 1782.

’26. Prodomo di un’ opera sopra le riproduzioni animali. Милан, 1826 год.

Шпеманн, Х.

’00. Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen. Sitzber. d. Phys. Med. Gesell. Würzburg, 1900.

’01. Entwicklungsphysiologische Studien am Triton-Ei. Archiv. f. Entw.-mech., XII, 1901.

Шпенгель, Дж. В.

93-й год. Monographie der Enteropneusten. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 1893.

Stahl, E.

’76. Über künstliche hervorgerufene Protonemabildungen an dem Sporogonium der Laubmoose. Бот. Zeit., 1876.

Штрассер, Х.

99-й год. Regeneration und Entwicklung. Berner Rektoratsrede. Jena, 1899.

Штудер,

77-й год. Echinodermen aus dem antarktischen Meere. Monatsber. d. Berliner Akad., 1877.

Титтманн, Х.

95-й год. Физиол. Untersuch. über Callusbildung an Stocklingen. Jahr. f. wiss. Ботаник., XXVIII, 1895.

Тиццони, Г.

’83. Experimentelle Studie über die partielle Regeneration und Neubildung von Lebergewebe. Биология. Centralb., III, 1883-84.

Торнье, Г.

96-й год. Über Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Арх. ф. Энт.-механик., III, 1896.

97-й год. Über experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmassen von Molchen. Зоол. Anz., XX, 1897.

97-й год. Über Operationsmethoden, welche sicher Hyperdaktylie erzeugen mit Bemerkungen über Hyperdaktylie und Hyperpedie. Зоол. Anz., XX, 1897.

Тауэр, W. L.

’99. Потеря эктодермы Hydra viridis в свете проекционного микроскопа. Американский натуралист (стр. 505), июнь 1899 г.

Таул, Э. В.

’91. О регенерации мышц конечностей Плетедона. Биол. Булл., II, 1891.

Трембли, А.

'74. Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce. Leide, 1774.

Тайтлер, Р. К.

65-го года. Farbenwechsel, die Häutung und die Regeneration des Schwanzes bei den Ascalaboten. Journ. Азиатского общества Бенгалии, 1865.

Вернон, Х. М.

'99. Влияние несвежести половых клеток на развитие иглокожих. Proc. Roy. Soc., LXV, 1899.

'00. Перекрестное оплодотворение среди иглокожих. Arch. f. Entw.-mech., IX, 1900.

Верворн, М.

91-го года. Die physiologische Bedeutung d. Zellkerns. Арх. ф. д. геш. Физиол., ЛИ, 1891.

88-й год. Biologische Protistenstudien. I. Zeit. f. wiss. Зоол., XLVI, 1888.

89-й год. Psycho-physiologische Protistenstudien, 1889.

'89. Die Polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Арх. ф. д. геш. Физиол., XLVI, 1889.

Vöchting, H.

'77. Über die Teilbarkeit und die Wirkung innerer und äusserer Kräfte auf die Organbildung in Pflanzenteilen. Pflüger's Arch., XV, 1877.

'78. Über Organbildung im Pflanzenreiche. Bonn, 1878 u. 1884.

'85. Über die Regeneration der Marchantien. Jahrb. f. wiss. Botanik, XVI, 1885.

'87. Über die Bildung von Knollen. Ботаническая библиотека, № 4, Кассель, 1887.

92-й год. Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen, 1892.

Voigt, W.

'99. Künstlich hervorgerufene Neubildung von körpertheilen bei Strudelwürmern, Sitz. d. Niederrhein. Gesell. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn, 1899.

De Vries, H.

'89. Внутриклеточный пангенезис, 1889.

Вуллиан, магистр медицины

59-го года. Notes sur les phénomènes de développement qui se manifestent dans la queue de très jeunes embryons de grenouille. Компт. Изд., XLVIII, 1859.

Wagner, F. von.

'93. Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Биол. Centralbl., XIII, 1893.

'97. Zwei Wörter zur Kenntniss der Regeneration des Vorderdarms bei Lumbriculus. Зоол. Анз., XX, 1897.

'00. Beiträge zur Kenntniss der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus. I. Zool. Jahrb., XIII, 1900.

Вагнер, У.

87-й год. La régénération des organes perdus chez les araignées. Бюлл. Соч. Имп. Естеств., Москва, 1887.

Уотсон Дж.

'91. О восстановлении утраченных конечностей у насекомых. Энтомолог, XXIV, 1891.

Вайсман, А.

91-й год. Очерки наследственности, Том I. Издательство "Кларендон Пресс", Оксфорд, 1891.

92-й год. Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena, 1892.

'94. Зародышевая плазма. Нью-Йорк, 1894 год.

96-й. Über Germinal-Selektion. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation. Jena, 1896.

'97. Возрождение: факты и интерпретации. Естественные науки, апрель 1897 г.

'99. Thatsachen und Auslegungen in Besug auf Regeneration. Anat. Анз., XV, 1899.

Wendelstadt, H.

'01. Über Knochenregeneration. Арх. ф. микр. Anat., LVII, 1801.

Werner, F.

'92. Selbstverstümmelung bei Heuschrecken Zool. Анз., XV, 1892.

96-й год. Über die Schuppenbildung, des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen. Sitzungsber. d. kais. Akad. в Вене, CV, 1896.

Wetzel, G.

'95. Transplantationsversuche mit Hydra. Арх. ф. микр. Анат., XLV, 1895.

95-й год. Über die Bedeutung der cirkulären Furche in der Entwicklung der Schultzeschen Doppelbildungen von Rana Fusca. Арх. ф.

микроанат., XLVI, 1895.

96-й год. Beitrag zum Studium der künstlichen Doppelmissbildungen von Rana Fusca. Инаугурация. Диссертация., 1896.

Унтмен, К. О.

'89. Средоточие Формирующей и Восстанавливающей Энергии. Jour. Morph., II, 1889.

'93. Неадекватность клеточной теории развития. Jour. Морф., VIII, 1893.

'95. Эволюция и эпигенез. Биолог. Лекции в Вудсхолле в 1894, 1895 годах.

Видерсхайм, Р.

'77. Über Neubildung von Kiemen bei Siren lacertina. Трансформироваться. Jahrb., III, 1887.

Уилсон, К. Б.

'97. Эксперименты по раннему развитию эмбриона амфибии под воздействием Рингера и солевых растворов. Arch. f. Entw.-mech., V, 1897.

'00. Привычки и раннее развитие Cerebratulus Lacteus. Q. J. Mic. Sc., XLIII, 1900.

Уилсон, Э. Б.

'92. Клеточная линия Нереиды. Jour. Морф., VI, 1892.

'93. Амфиокс и Моисеева теория развития. Jour. Морф., VIII, 1893.

'95. О расщеплении и мозаичной работе. Приложение к Крэмптону. Arch. f. Entw.-mech., III, 1895.

'96. Клетка в развитии и наследовании. Нью-Йорк и Лондон, 1896.

'98. Соображения о происхождении клеток и реминисценции предков. Нью-Йоркский акад. Наука, II, 1898.

Вольф Г.

'94. Bemerkungen zum Darwinismus mit einem experimentellen Beitrag zur Physiologie der Entwicklung. Биол. Centralbl., XIV, 1894.

'93. Entwicklungphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Арх. ф. Энт.-механик., I, 1893.

Zacharias, O.

'86. Über Fortpflanzung durch Spontanquertheilung, etc. Zeit. f. wiss. Zool., XLIII, 1886.

Ziegler, E.

'91. Über die Ursachen der pathologischen Gewebsneubildungen. International Beiträge zur wissenschaftliche Medizin. Festschrift für Virchow, II, 1891.

Ziegler, H. E.

'98. Experimentelle Studien über die Zellteilung, I. Die Zerschnürung der Seeigelleier. Арх. ф. Энт.-механик., VI, 1898.

98-й год. Experimentelle Studien, etc., III. Die Furchungszellen von Beroë ovata. Арх. ф. Энт.-механик., VII, 1898.

Зоя Р.

'95. Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune meduse. Арх. ф. Entw.-механик., I u. II, 1895.

СНОСКИ:

[1] Геттард и Жерар де Виллар. Также Бернар де Жюссье, который продемонстрировал, что морские звезды могут регенерировать.

[2] Кольчатая черва неизвестного вида.

[3] Это утверждение Спалланцани я неправильно истолковал (99-й), думая, что он получил двухвостую форму, как у Бонне.

[4] Есть некоторые сомнения в отношении этого заявления Спалланцани. В письме Бонне он отрицает, что это происходит с дождевым червем.

[5] Спалланцани ссылается на работы Гиннани, Ванделли, Валлиснери.

[6] Он обнаружил, что лапки головастика лягушки и двух видов жаб также обладают способностью к регенерации.

[7] Эти эксперименты с дождевым червем в основном взяты из моих собственных результатов ('95) ('97) ('99).

[8] *Лулулярия обыкновенная*.

[9] Gesammelte Abhandlungen, No. 27, p. 836.

[10] Тот факт, что кусочек поглощает или не поглощает пищу, не имеет отношения к вопросу, поскольку многие животные, которые не питаются, пока идет регенерация, производят новые клетки для формирования новой части.

[11] Этими двумя видами регенерации являются постгенерация и собственно регенерация. Различие, которое Ру пытается провести между этими двумя процессами, в определенной степени искусственно и покоится в настоящее время на очень небезопасной основе, по крайней мере, в той мере, в какой последующее зарождение эмбриона лягушки рассматривается как репрезентативный случай этого процесса. Ру утверждает, что в процессе *регенерации* поврежденные ткани производят себе подобные в новой части, в то время как в процессе *постгенерации* яйцеклетки лягушки новый клеточный материал возникает частично из ядер и желточного материала поврежденной половины и частично из-за случайного расположения ядерного материала неповрежденной половины. Чтобы более полно понять это различие, следует обратиться к оригинальному описанию процесса постгенерации, данному Ру в его отчете о развитии половины эмбрионов яйцеклетки лягушки. В более поздних работах Ру указывал, что недостающая половина эмбриона лягушки, как и у других форм, может быть сгенерирована позже без появления какого-либо нового материала на открытой стороне эмбриона. Я думаю, к сожалению, что первоначальный термин следовало расширить, включив в него эти другие процессы, которые не имеют ничего общего с природой постпоколения в первоначальном определении, но больше похожи на истинный процесс регенерации, описанный Ру.

[12] Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1891-1900.

[13] Как используется в связи с другими терминами, смотрите его Ges. Abhandl., Vol. II, стр. 41.

[14] Die Zelle und die Gewebe.

[15] Описание Хертвигом метода, с помощью которого часть гидры создает новую, показывает, что он не понимал, какие изменения происходят в этом животном.

[16] Organographic der Pflanzen, '98.

[17] Этот термин используется Дришем в его *Аналитической теории*.

[18] Делаж, Ю. *Структура протоплазмы* др., '95.

[19] Темно-красное стекло было довольно монохромным; темно-синее пропускало слабый красный свет.

[20] Такое же различие было обнаружено в этой форме в отношении гелиотропизма.

[21] Палемон и Сициония.

[22] На регенерацию хрусталика тритона также может влиять сила тяжести.

[23] Дриш не приводит в своей статье ('99) положения гидроидов или метода эксперимента, но я могу предоставить приведенные выше подробности из личного сообщения Дриша.

[24] Якобсон показал, что слой воды непосредственно над осадочным слоем на дне беден кислородом.

[25] “Таким образом, в формирующей силе трубчатого стебля *проявляется четко выраженная полярность*, которая становится очень очевидной, если отрезать сегмент от центра стебля”. Оллман (64-й год).

[26] То же самое справедливо и для базального гидранта, если он возникает вблизи наклонного конца.

[27] Хотя ни в коем случае нельзя быть уверенным, что результаты не могут быть вызваны, по крайней мере частично, повреждениями нервной системы.

[28] У нормальных животных у некоторых правый коготь больше, а у некоторых - левый.

[29] У других растений, например, у фумарии, кусочки без ядер, по-видимому, не способны вырабатывать новый крахмал после первоначального использования того, что в них содержится.

[30] Я обнаружил, что слипание происходит так же хорошо, когда в морскую воду добавляется один процент KCl. Эта соль, как показал Леб, оказывает тормозящее действие на сократительную способность мышц, но не на движения амфибий.

[31] Найт получил аналогичные результаты в 1809 году.

[32] Вехтинг указывает, что параллельный случай обнаружен у некоторых хвойных пород. У них из вертикального многогранного главного стебля возникают завитки боковых ветвей, симметричных в одной плоскости. Эти боковые ветви, если их обрезать и посадить, дают новые корни и новые ответвления, но последние всегда являются боковыми ветвями, как и части, из которых они возникают. Они никогда не образуют нормальной главной оси. Тем не менее, хотя эти ветви сами по себе не могут дать главного побега, у основания куска может образоваться каллус, и из него может возникнуть новый главный стебель.

[33] Кусок, подвешенный на обычном воздухе, высыхает без образования каких-либо новых структур.

[34] Гебель, 98 год, стр. 37.

[35] Примеры этого обнаружены у *Lilium candidum*, *Lachenalia luteola*.

[36] Делаж и Джард ставят в заслугу Лессону ('69), который первым заявил, что феномен регенерации является адаптацией к ответственности за травму; но Реомюр впервые предложил эту идею в 1742 году, а Бонне - в 1745 году. Интерпретация Делажа, а именно, то, что Лессона приписал это *познанию природы*, было опровергнуто биографом Лессоны Камерано (*Жизнь М. Лессоны*, *акад. Р. д. Турин*, 2, XLV, 1896) и Джардом (*Sur L'autotomie Parasitaire* и др., *Комп. Rendus de Séances de la Société de Biologie*, May, 1897).

[37] Не указано, сможет ли птица или ящерица, однажды потерпев неудачу в добывании улитки таким способом, не научиться совершать лобовую атаку. Или нам следует предположить, что хвост - это все, что нам нужно?

[38] *Зародышевая плазма*. Перевод У. Ньютон-Паркера, 1893, стр. 116.

[39] Нет фактов, которые показывали бы, что это утверждение не является полностью вымышленным. Т. Н. М.

[40] *Курсив*, разумеется, мой собственный. Т. Н. М.

[41] *Fundulus heteroclitus*, *Stenopus chrysops*, *Decapterus macralla*, *Menticirrhus macralla*, *Carassius auratus*, *Phoxinus funduloides*, *Noturus sp.* и некоторые другие.

[42] См. Ньюпорт и Скаддер.

[43] Бриндли, 97 год.

[44] Lepelletur, *Nouveau Bulletin de la Société philomatique*, 1813, Tome III, page 254; Heineken, *Zool. Журнал*, 1828, Т. IV, стр. 284 (также для насекомых, *там же*, стр. 294); Мюллер, *Руководство по физиологии*, Том I, стр. 30; Вагнер, В., *Бюлл. Соч. Бесенок. Натуральный*, Москва, 87-й год.

[45] Саразины описали несколько случаев у *Linckia multiformis*, когда из старой ветви вырастает одна или несколько новых ветвей. В одном случае (скопированном на нашем [рис. 38](#), G) из конца одной руки выходят четыре луча, создавая вид новой морской звезды. Фактически Саразины интерпретируют результат именно таким образом, хотя и заявляют, что на верхней поверхности нет мадрепорита, и они не определяли, образуется ли устье при схождении лучей, потому что не хотели уничтожать столь уникальный образец — даже для того, чтобы выяснить его значение. Мне кажется маловероятным, что новая структура представляет собой морскую звезду, но старая рука была настолько повреждена, что у нее образовалось несколько новых рук.

[46] Обзор литературы см. в Brindley, '98.

[47] Я не знаю, содержалось ли это животное достаточно долго, чтобы убедиться, что ноги не регенерируют.

[48] Утверждение об обратном, цитируемое в книге Дарвина "*Одомашненные животные и растения*", подвергается сомнению самим Дарвином.

[49] Аист и бойцовые петухи.

[50] См. Darwin, *loc. cit.*

[51] Более общепринятые результаты приведены в "*Клеточной патологии*" и в "*Патологической анатомии*". Превосходный обзор предмета вплоть до 1895 года дан в кратком изложении Людвиг Ашоффа в *Ergebnisse d. allgem. патолог. Морфол. "Физиология"*, 1895, "Регенерация и гипертрофия", в котором есть двести восемнадцать ссылок на литературу.

[52] Нотнагель дает обзор предмета вплоть до 1886 года в статье, озаглавленной “*Руководство по диагностике патологических заболеваний. Zeitsch. f. klinische Medicin.*” 1886. Тома. X и XI.

[53], однако, не из того же помета.

[54] *Интернат. Beiträge zu wissensch. Лекарство. Festschrift für R. Virchow*, Vol. II, 1891.

[55] *Vorlesungen über allgemeine, Pathologie*, Vol. I, 1882.

[56] *Справочник.*

[57] *Справочник д. алджема. Pathologie*, 1879.

[58] *Allgemeine Pathologie*, Vol. II, 1889.

[59] *Über Endothelwucherungen in Arterien. Beitr. z. pathol. Anat.*, Vol. VIII, 1890.

[60] Геккель (1870) впервые показал в "другой медузе", что из кусочков образуются новые медузы.

[61] Однако у грызунов резцы продолжают расти на протяжении всей жизни животного.

[62] Если молодого червя накормить, новая часть становится почти такой же широкой, как старый кусок, но если червя не кормить, старая часть уменьшается в ширину, а новая часть не становится такой широкой, как в первом случае.

[63] Литературу см. во Fraise.

[64] На рисунке присутствует один двойной или раздвоенный палец ноги.

[65] Обнаружен параллельный случай, когда кусок, частично разделенный надвое на переднем конце ([рис. 24](#)), образует одну или две головки на каждой половине в зависимости от степени срастания нового материала, который идет на формирование новой головки или головок.

[66] См. Lang ('88).

[67] См. Захарию (86-й год).

[68] См. Hescheler ('97).

[69] Проглоттиды цестод, по-видимому, являются исключением, но они представляют собой немногим больше мешочков, заполненных эмбрионами в момент их отделения. Насколько далеко может зайти регенерация в сколексе или молодых проглоттидах, неизвестно, но не исключено, что некоторые из описанных аномальных форм могут быть вызваны регенерацией.

[70] За исключением простейших.

[71] *Рыболовство и рыбная промышленность Соединенных Штатов*, Вашингтон, 1887.

[72] “Американский омар”, *Bull. Рыбное общество США.*, 1895.

[73] Реомюр в 1742 году записывает первые наблюдения. Спалланцани также описал этот процесс, и многие более поздние авторы исследовали его.

[74] Это явление наблюдали Далелл, Семпер, Минчин и другие.

[75] Мюллер, *Элементы физиологии*, 1837.

[76] Вагнера (87-й год).

[77] Ссылки на литературу по прививке растений см. в Vöchting ('84).

[78] В одном случае они расстались только через три месяца.

[79] Этот и другие эксперименты проводились путем надавливания кусочков на щетинку.

[80] Rand обнаружила, что когда задний фрагмент был привит своим отрезанным оральным концом к боку другой гидры, он был поглощен подвоем. В одном случае он перемещался вниз по всей длине корпуса приклада и, наконец, исчезал, впитываясь в подошву приклада.

[81] Фрагменты из мужских и женских колоний одного и того же вида также объединяются.

[82] См. [рис. 14 Джоста](#).

[83] Неясно, голова это или хвост.

[84] Джост утверждает, что эта новая часть представляет собой голову, о чем свидетельствует присутствие пищевых веществ в пищеварительном тракте задней части.

[85] Простомииум был деформирован, так что его специфический характер невозможно было разглядеть.

- [86] Известно, что процесс регенерации печени происходит, в частности, из желчных протоков.
- [87] В одном случае я наблюдал ритмичную пульсацию в сосуде на одной стороне шеи, в области над глоткой.
- [88] Фигура была нарисована через пятнадцать дней после объединения.
- [89] Мечников (86-й), Хербст (92-й).
- [90] Яйца без оболочек помещали в морскую воду без кальция, в которую добавляли несколько капель гидроксида натрия.
- [91] Обычная интерпретация в настоящее время заключается в том, чтобы рассматривать проктодермальное вращение как эктодермальное.
- [92] У некоторых видов две области размножения, по-видимому, с самого начала контактируют выше (Гепке, в *Hause*).
- [93] Похоже, это верно для urodeles, но верно ли это для anurans - это скорее вопрос определения, как я указывал в своей книге о *Развитии яйца лягушки*.
- [94] Прикрепление мышц может быть причиной перелома в середине позвонка, а не между двумя позвонками.
- [95] *Продромо*, 1768.
- [96] Филиппо, *Итоговое совещание Академии. des sciences de l'Institut de France*, Année 1866, 1867.
- [97] Тодд (*Ежеквартальный журнал науки, литературы и искусств*, том. XVI), Blumenbach, Treviranus, Von Siebold.
- [98] Как щупальца могли занять свое обычное положение, не объясняется.
- [99] Лапка иногда выталкивается через одну из щелей, образованных щетиной, вместо того, чтобы выходить из рта.
- [100] Я уже приводил в другом месте (*The International Monthly*, март 1901 г.) более полное изложение теории желудка с исторической точки зрения.
- [101] Можно указать, что на самом деле может существовать несколько видов гомологии, таких как гомология из-за сходного происхождения бластомеров, или из-за их положения, или из-за их судьбы и т.д. Возникшая путаница частично может быть результатом попытки согласовать гомологичные части по всем пунктам.
- [102] То есть такая, которая не зависит от наследования через взрослые формы.
- [103] *Биологические исследования Центрального района*, XV, 95 год.
- [104] Небольшое количество эмбриональной мезенхимы может образовываться из некоторых эктодермальных кварталов эмбриона и вырабатывать ветвящиеся мышцы головы, но не характерные мышцы туловища.
- [105] *Cosmos*, Vol. VII, с. 388.
- [106] Кинг указал на ошибочность этого аргумента.
- [107] Более ранние эксперименты Ру в 1885 году, в которых несегментированная яйцеклетка застряла и часть ее содержимого была удалена, а оставшаяся часть образовала целый эмбрион, будут рассмотрены в другой связи.
- [108] Впервые это было обнаружено Ньюпортом в 1851 году.
- [109] Поперечное сечение C обратное по сравнению с полуэмбрионом B.
- [110] Я полагаю, что эта разница связана с количеством повреждений, которые могло получить ядро поврежденной половины.
- [111] Развитие изолированных бластомеров яйцеклетки гребневика показывает, что это необязательно так.
- [112] В одном случае получился полуэмбрион.
- [113] На двух уроделях показано, что плоскость первого расщепления соответствует не средней продольной плоскости, а поперечной плоскости эмбриона.
- [114] В некоторых случаях, особенно у *sphaerechinus*, даже на восьмиклеточной стадии бластомеры, по-видимому, меняют свое положение, так что образуется целая сфера половинного размера.
- [115] Годом ранее Хертвиг высказал аналогичную точку зрения относительно эквивалентности бластомеров.
- [116] Представление, предложенное Пфлюгером.
- [117] Доказательств того, что более четырех и уж точно более восьми таких групп, происходящих из одного яйца, могут произвести плутеуса, я думаю, недостаточно, а результат маловероятен.
- [118] Тем не менее, цифры Дриша, по-видимому, показывают, что архантероны пропорционально слишком велики.
- [119] Это могут быть кусочки, которые были разрезаны наискось, как предполагает Дриш, так что они содержат часть архантеральной области.

[120] Дриш, Хертвиг, Ру, Вайсман, Барфурт. Обзор см. в книге Driesch ('95).

[121] Бантинг ('94) также обнаружил, что изолированные бластомеры hydractinia образуют целые эмбрионы.

[122] Если желток делящейся яйцеклетки частично удаляется без нарушения бластомеров, форма расщепления может быть изменена, но нормальный цельный эмбрион развивается поверх желточной сферы меньшего размера.

[123] В качестве возможного объяснения в данном случае мы предложили то, что яйцеклетка была разрезана надвое симметрично относительно эксцентричного ядра.

[124] Эти эксперименты были довольно полно описаны в моей книге о *развитии яйцеклетки лягушки*.

[125] Однако это не предполагаемое действие силы тяжести на яйцо.

[126] Как указано в моей статье "Проблема развития", 1900г.

[127] Согласно Roux.

[128] Согласно Э. Б. Уилсону.

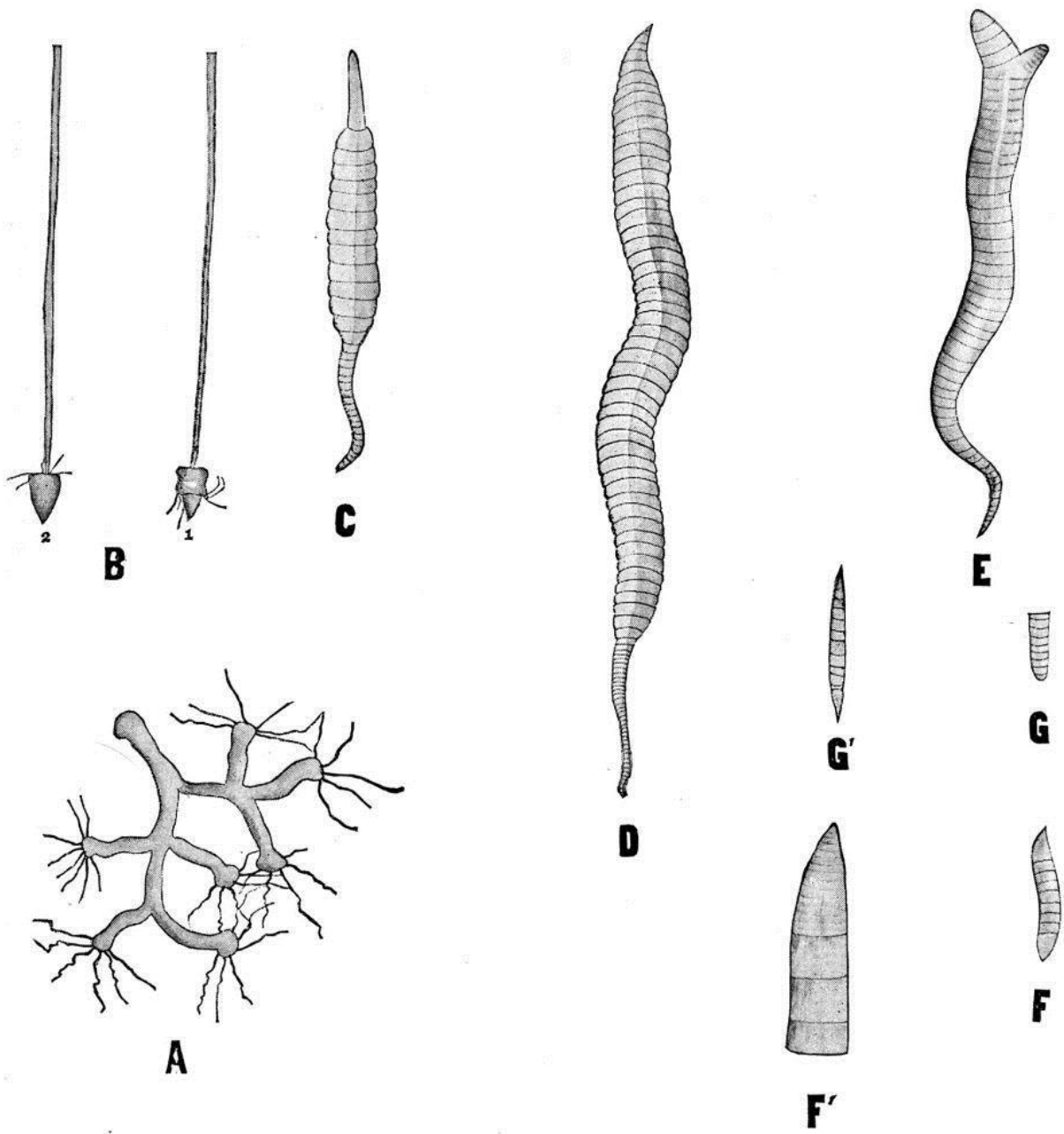
[129] 1897.

[130] Если только это не приведет к физическому изменению структуры.

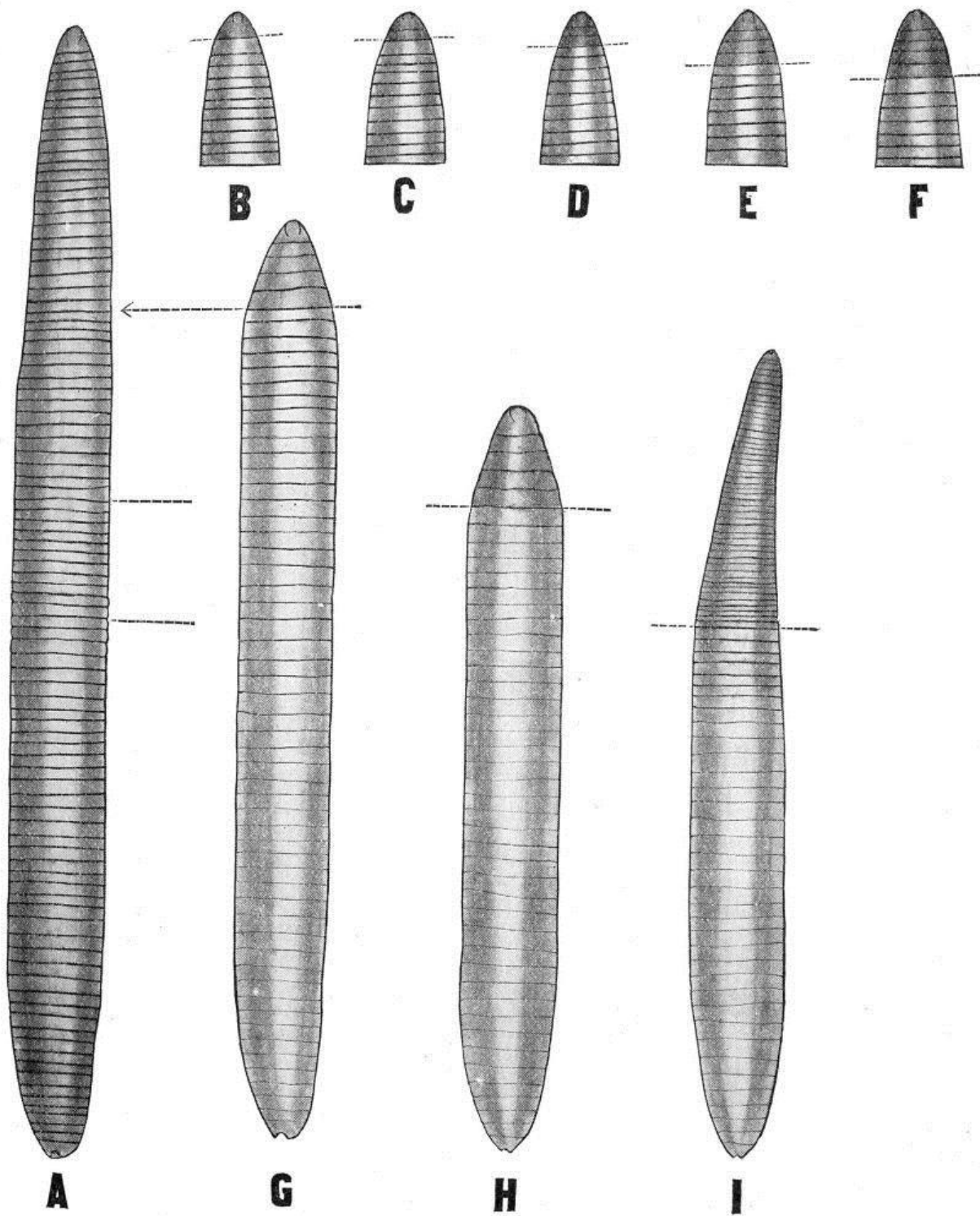
[131] Стивенс ('01) обнаружил, что этот шарик красного пигмента выбрасывается изо рта нового гидранта.

[132] Важность этой концепции, на мой взгляд, омрачается фикцией ферментативного действия ядра; но не следует упускать из виду, что Дриш открыто назвал это чистой фикцией.

[133] Не то чтобы Дриш предполагал, что это будет так.



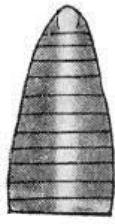
[back](#)



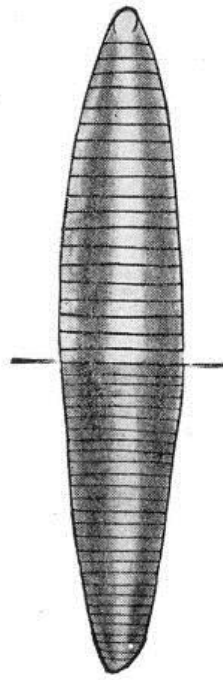
[back](#)



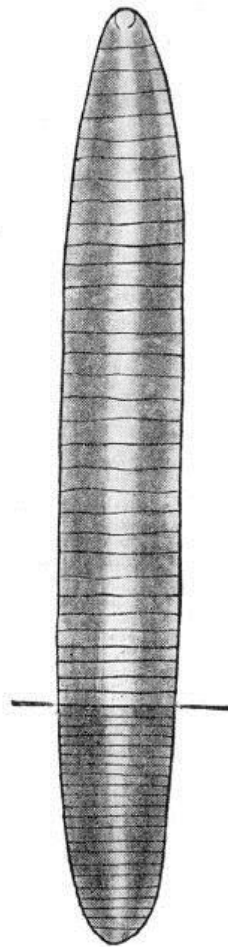
A



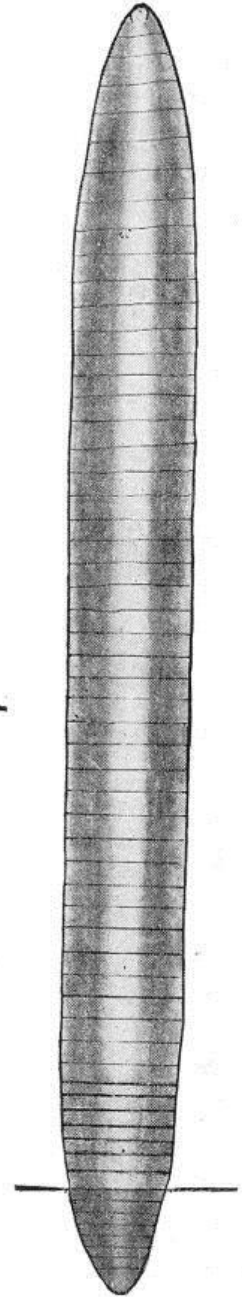
B



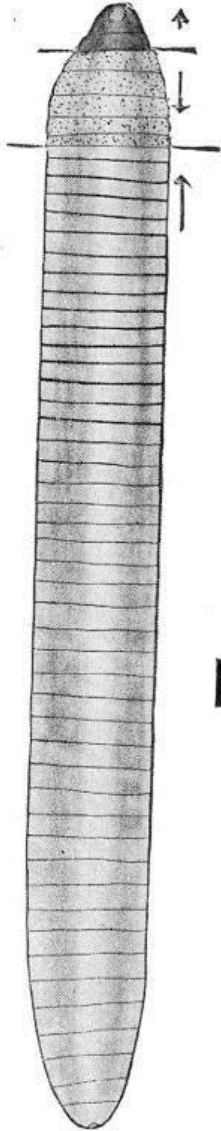
C



D

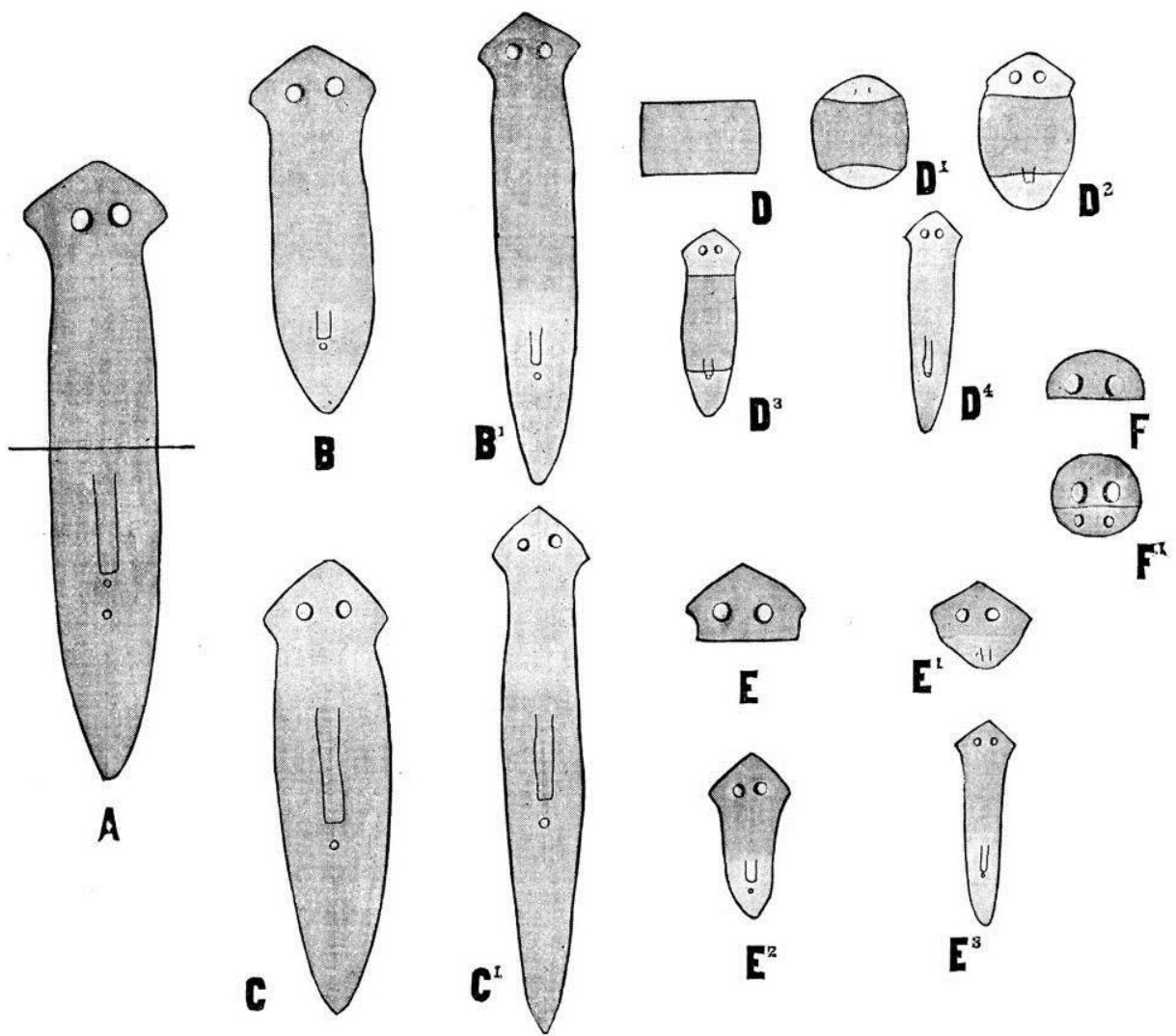


E

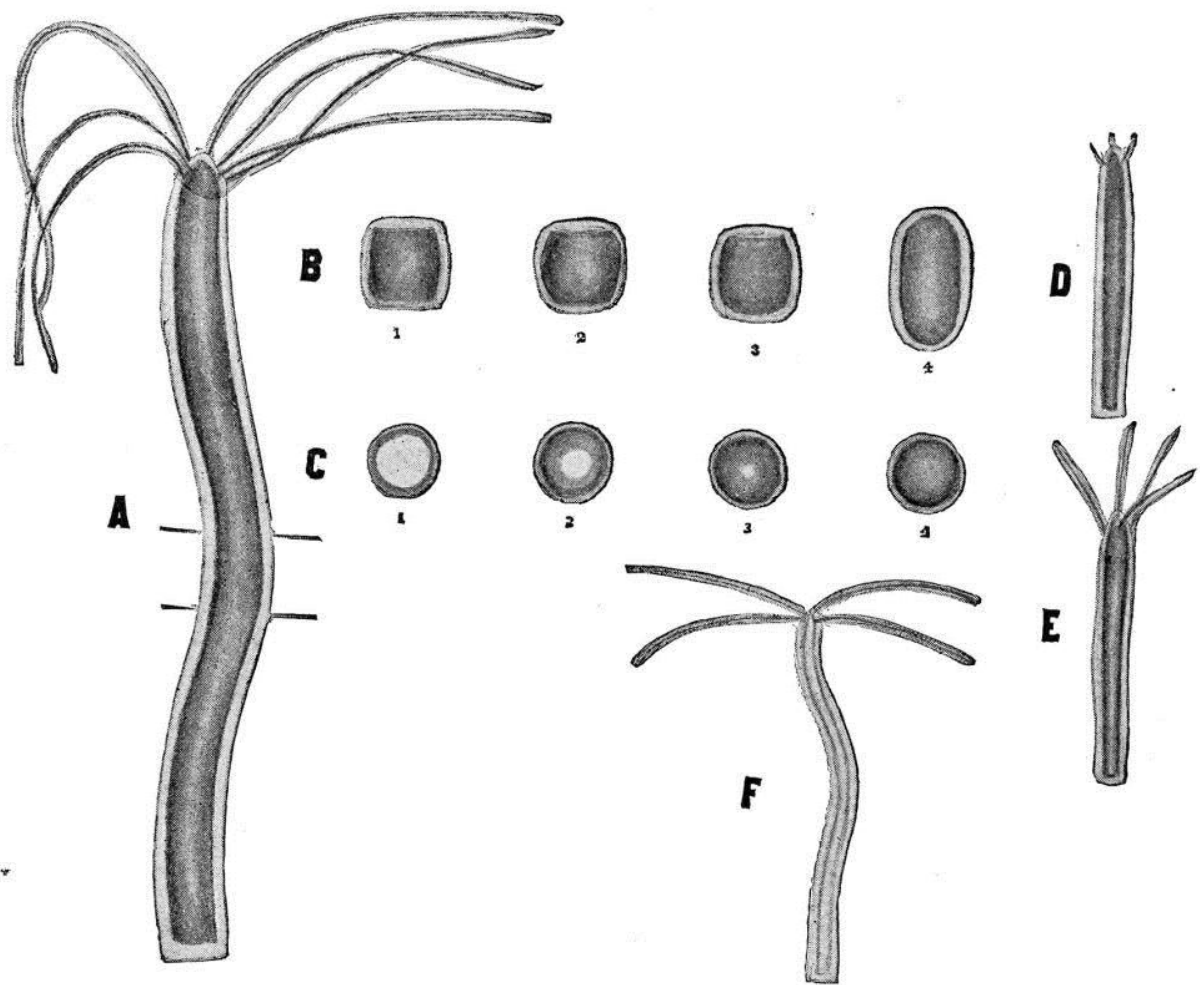


F

[back](#)



[back](#)



[back](#)

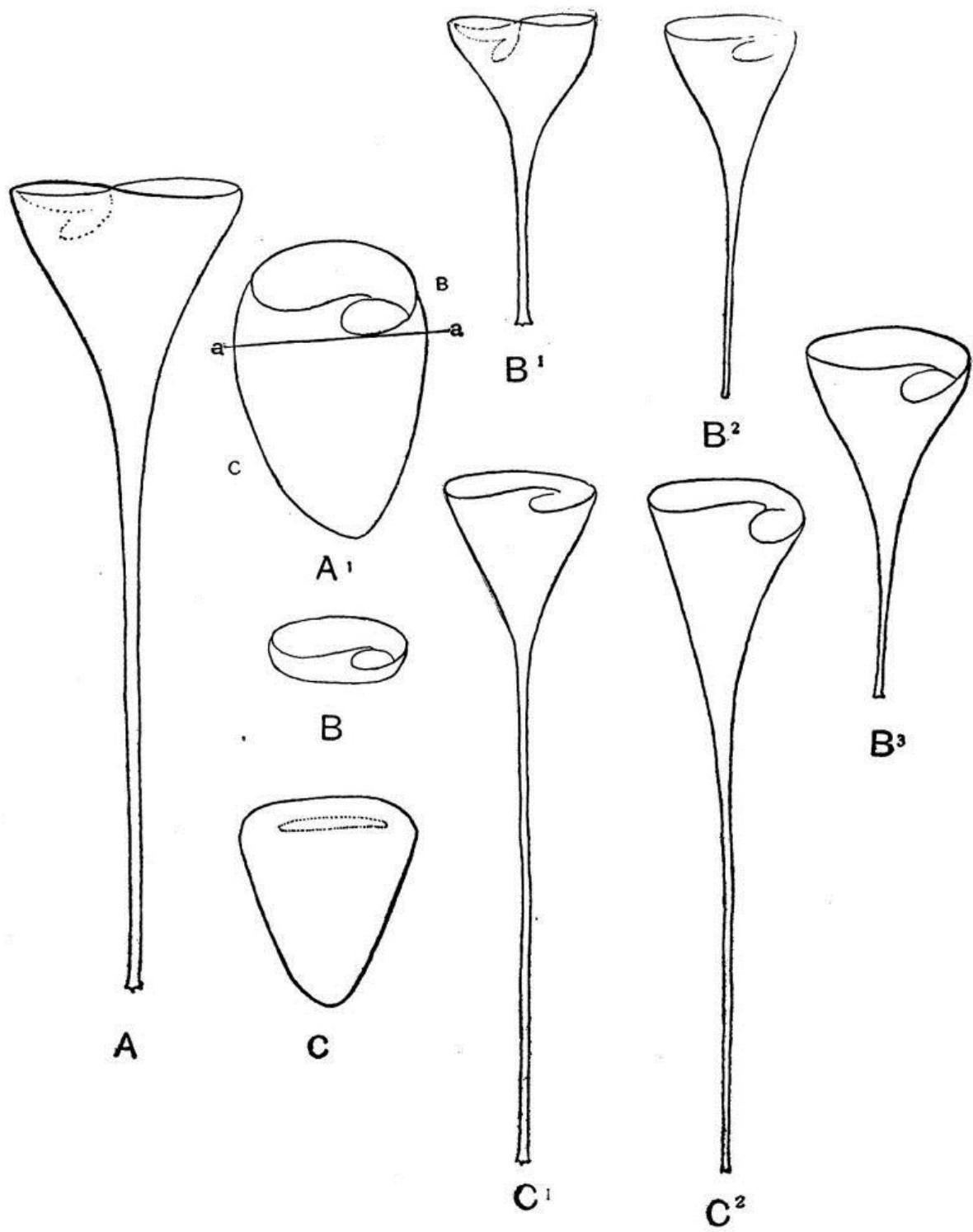


A

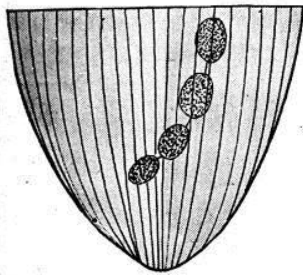
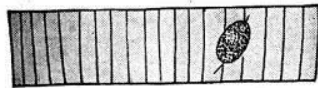
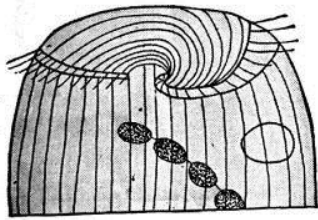


B

[back](#)

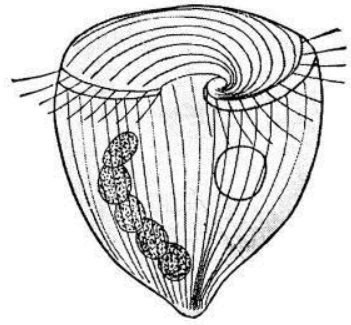
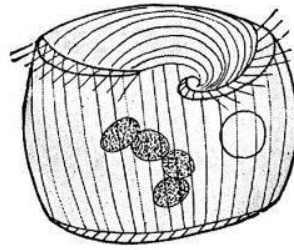


[back](#)

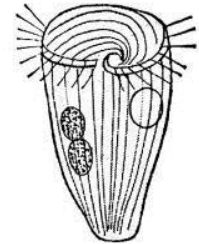
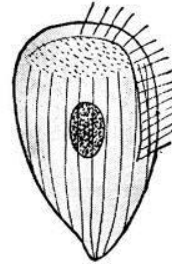
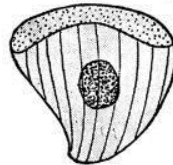


A

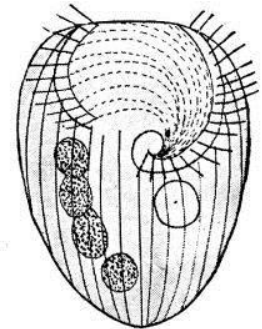
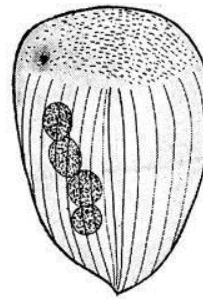
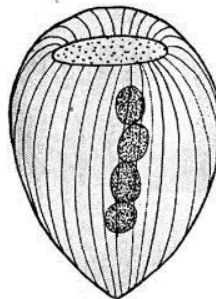
B



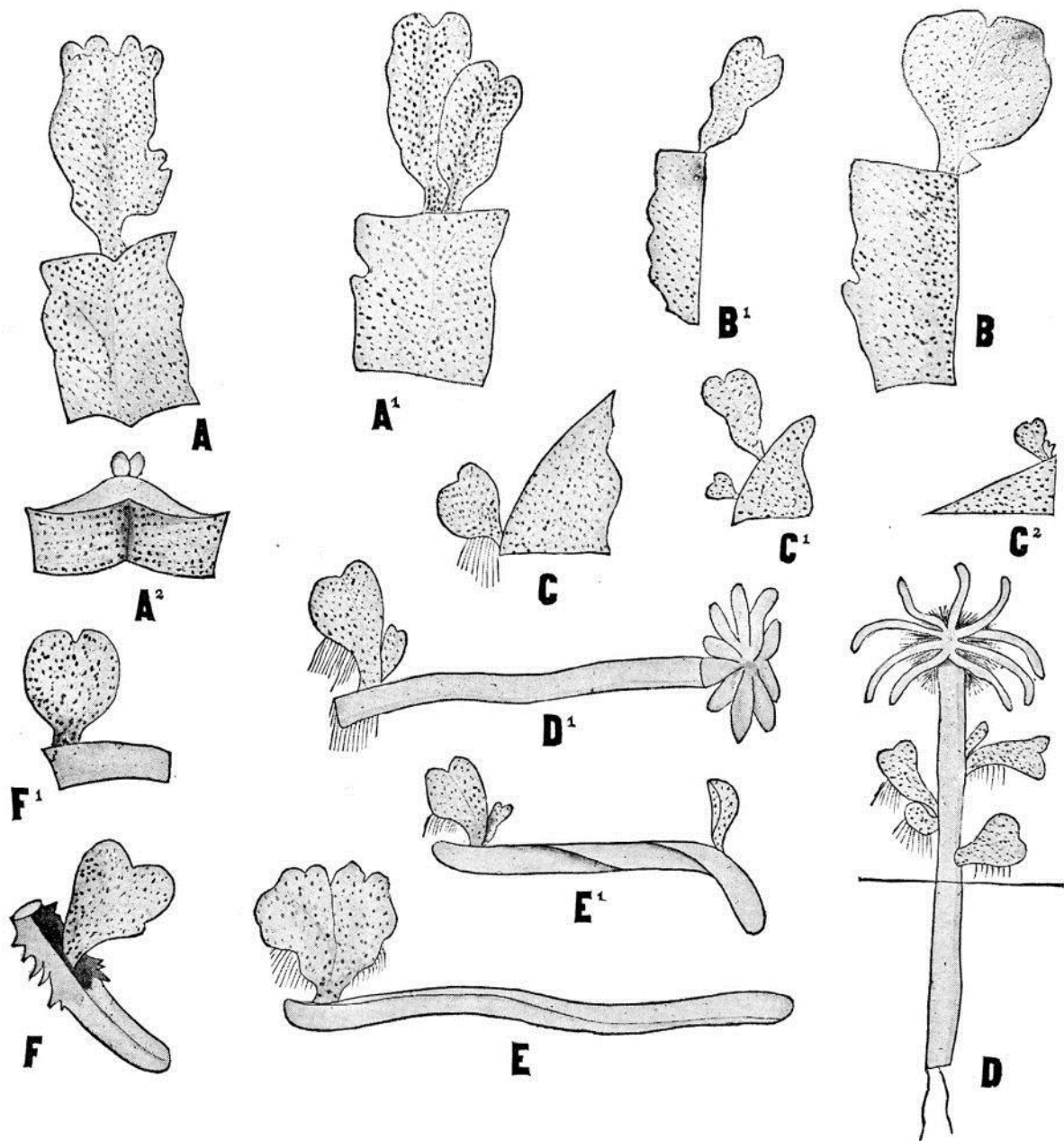
C



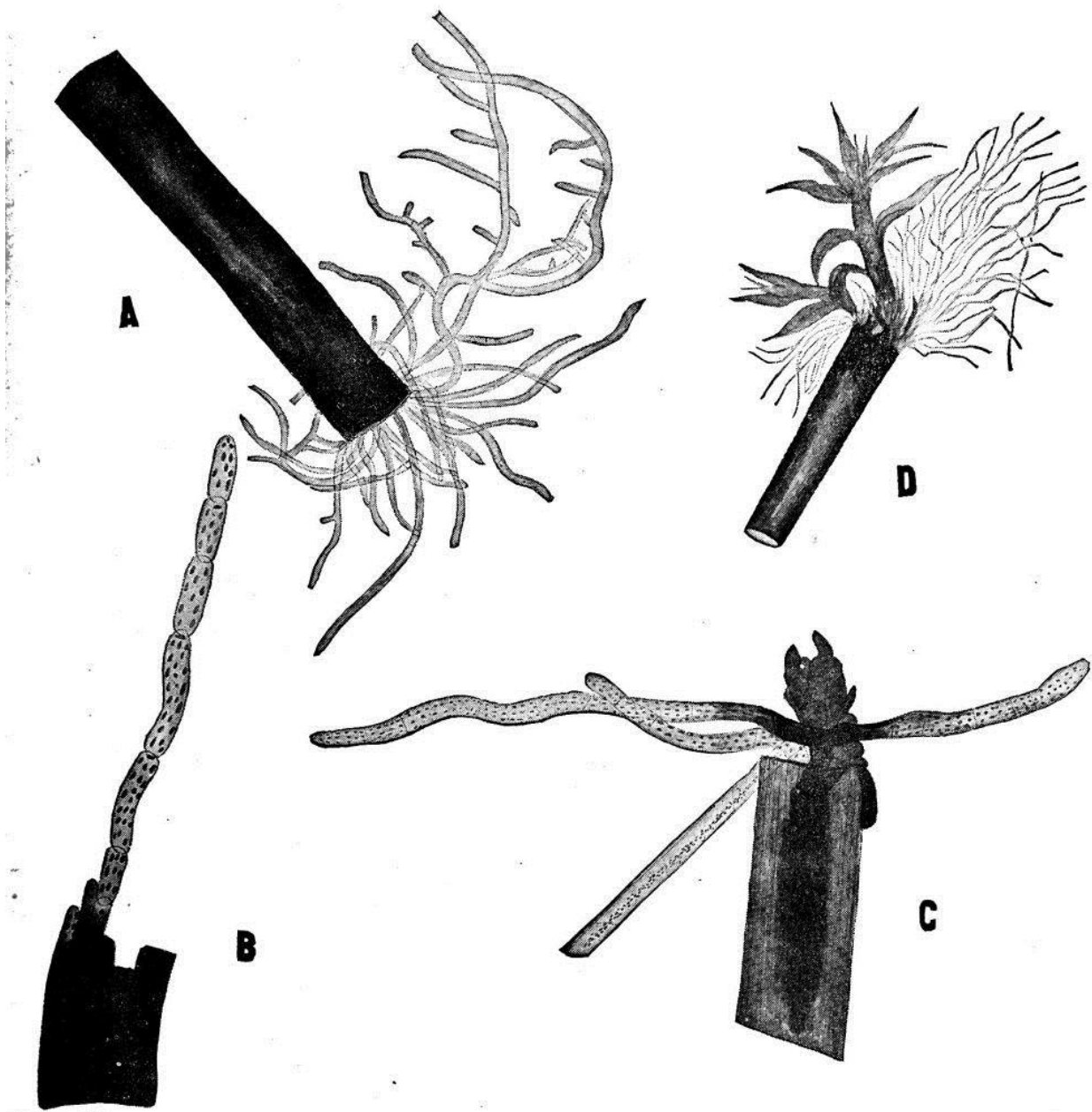
D



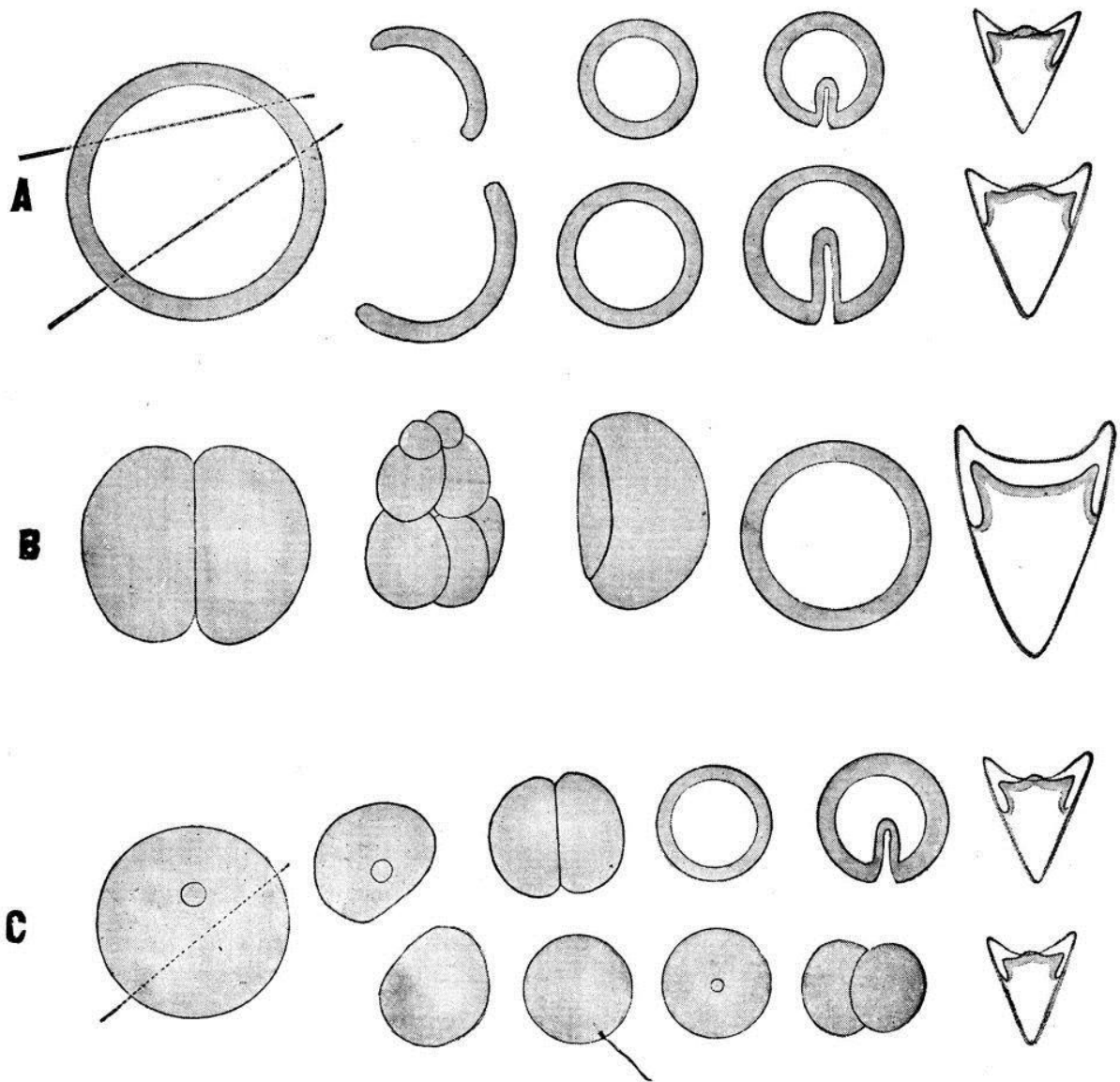
[back](#)



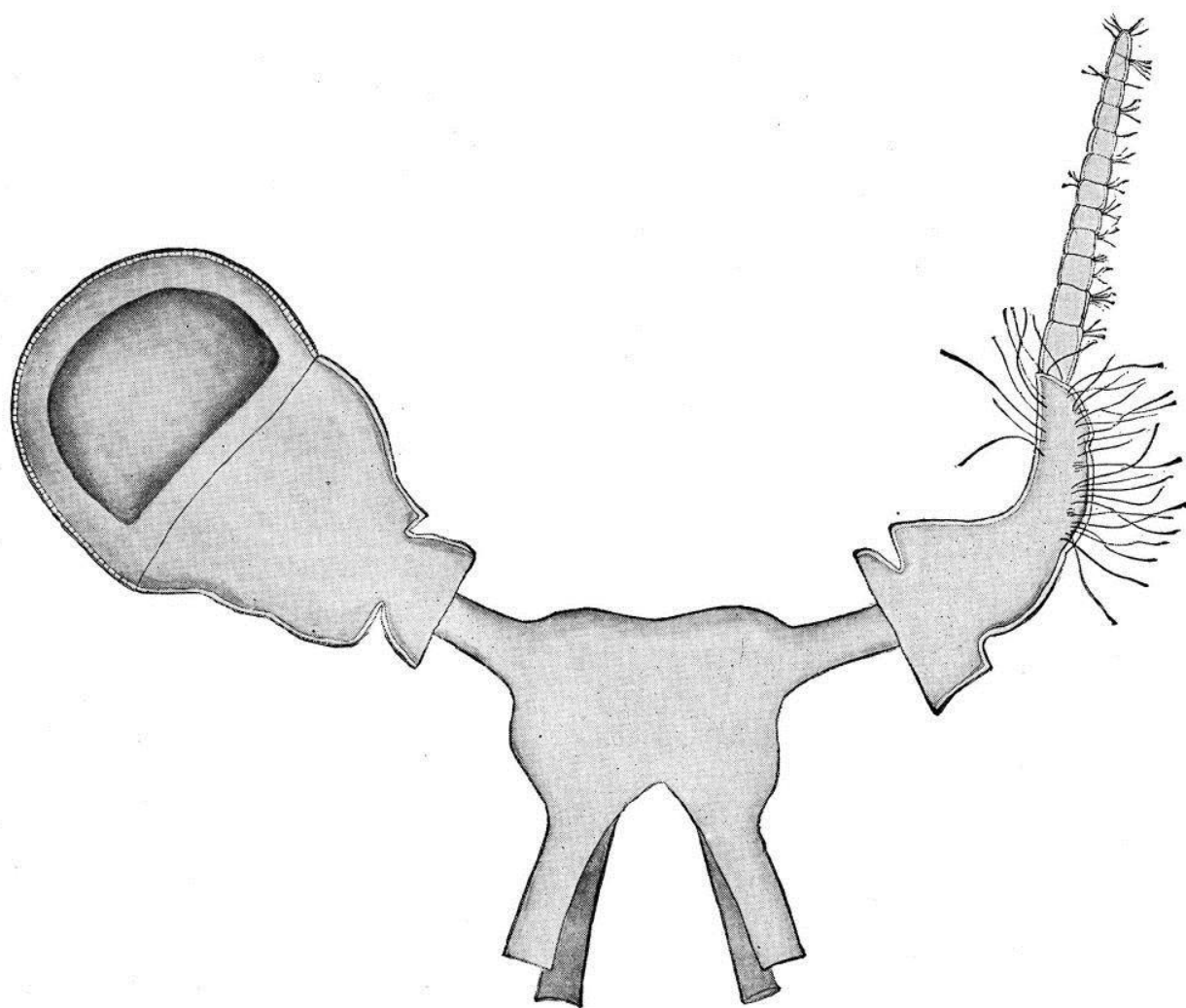
[back](#)



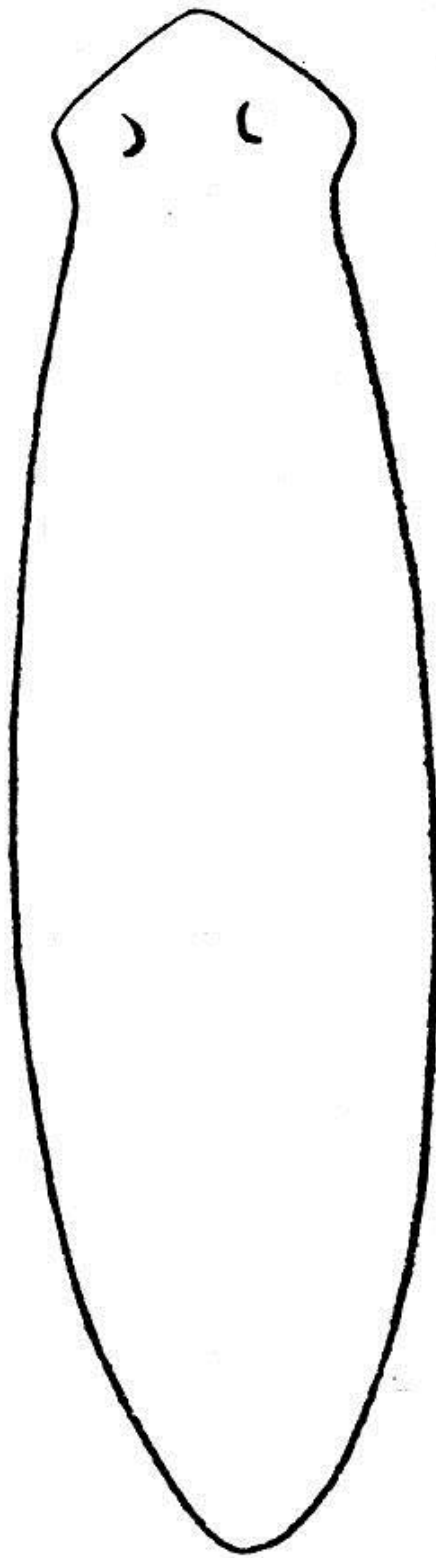
[back](#)



[back](#)



[back](#)

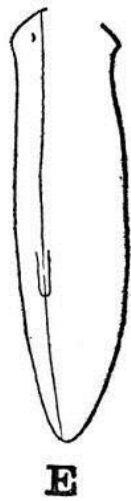
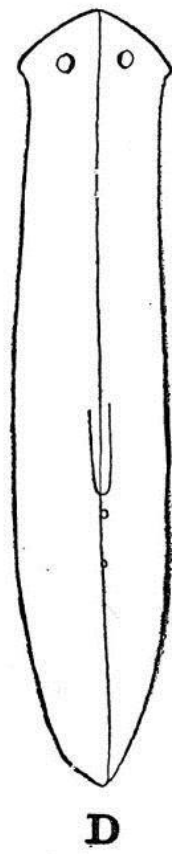
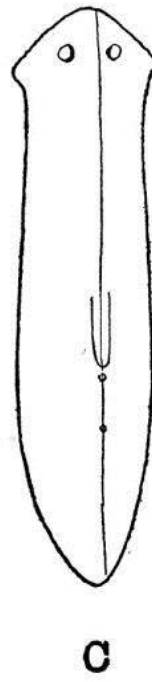
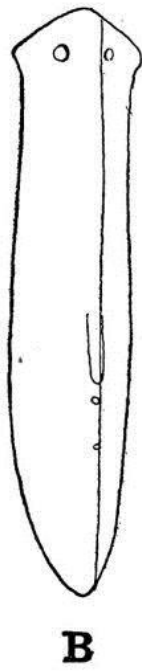
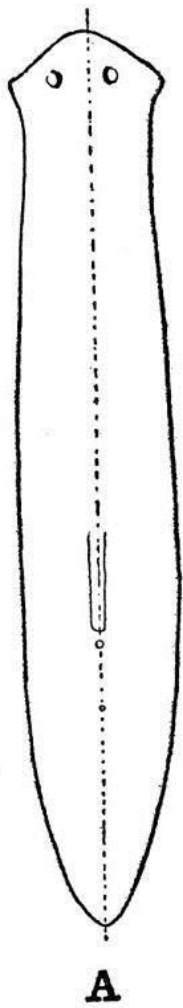


A

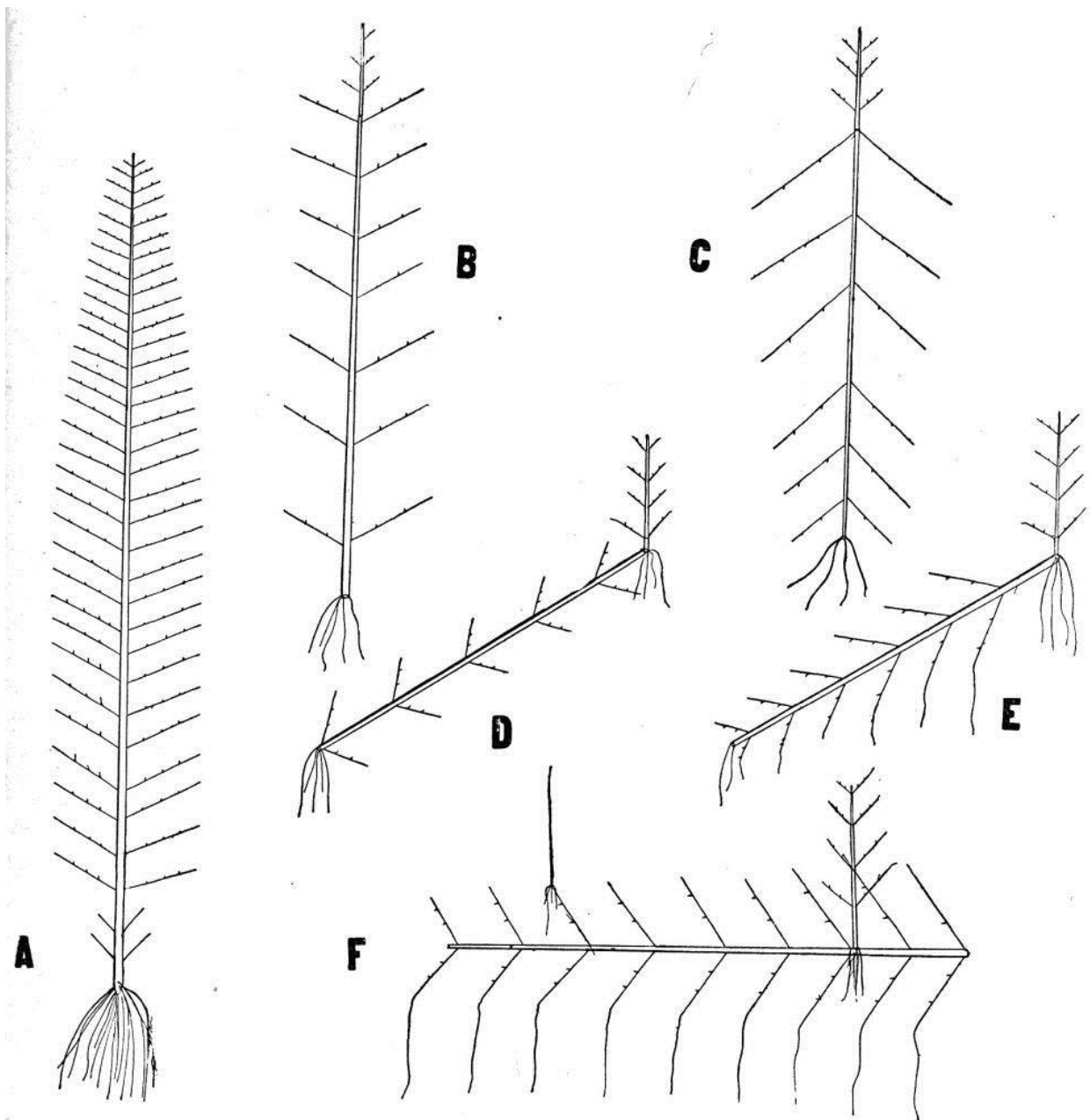


B

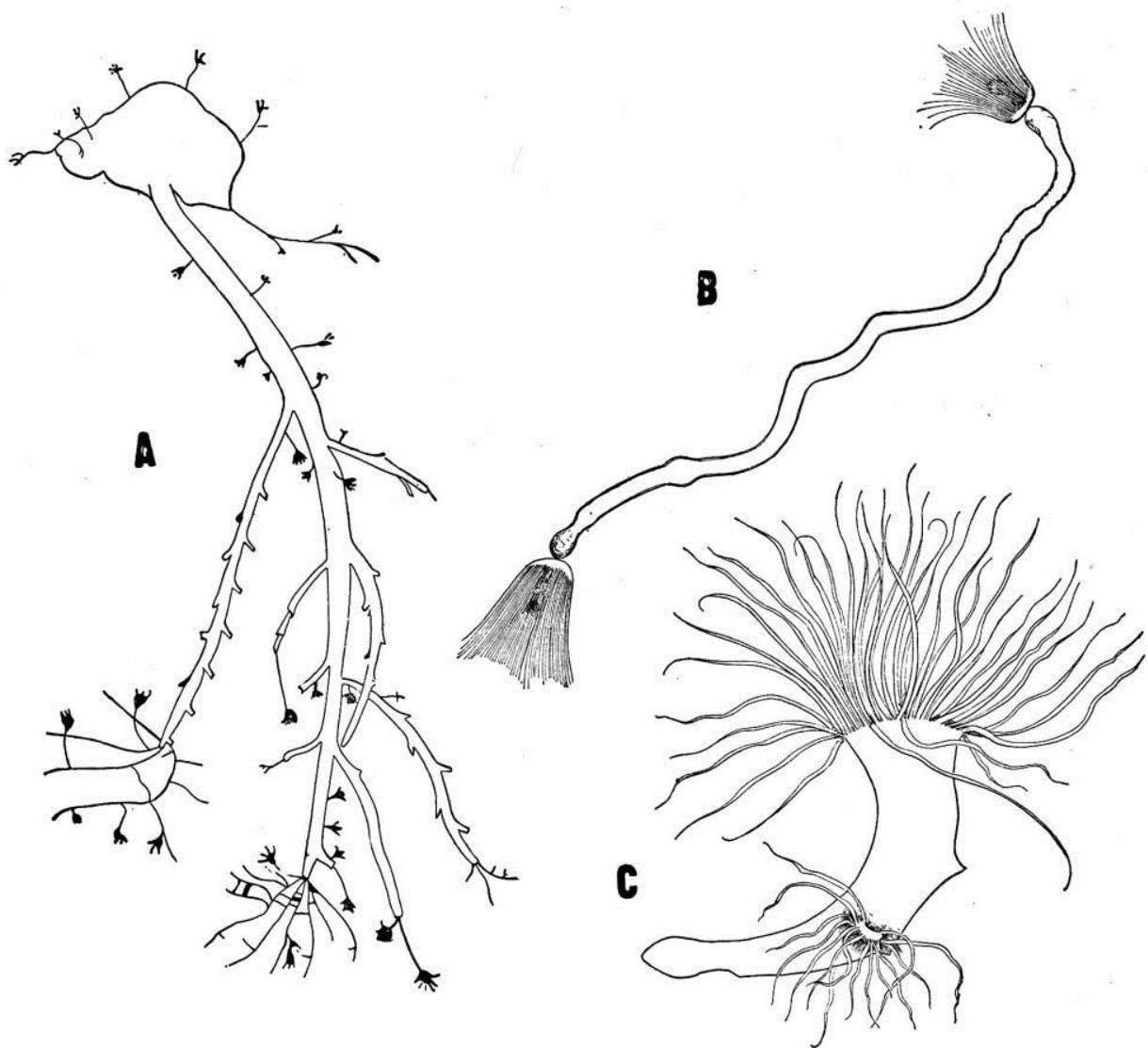
[back](#)



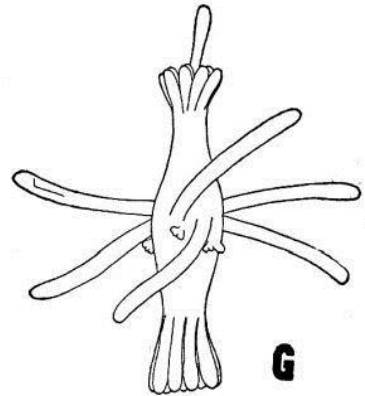
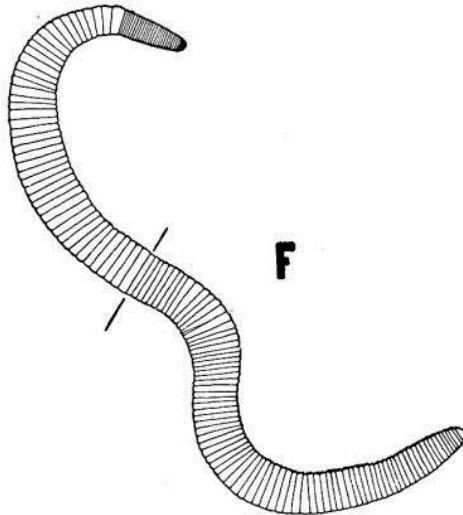
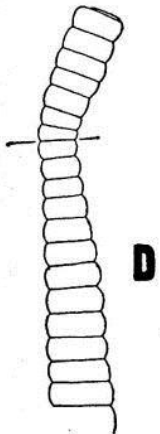
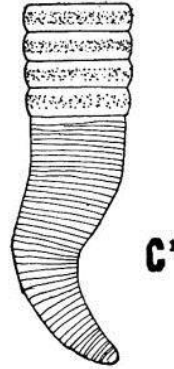
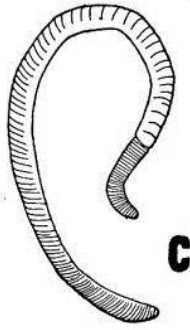
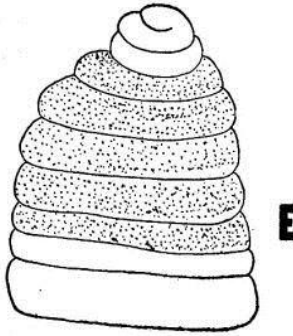
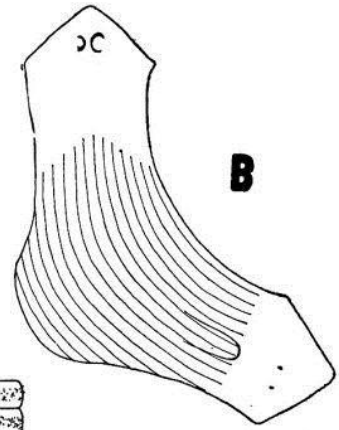
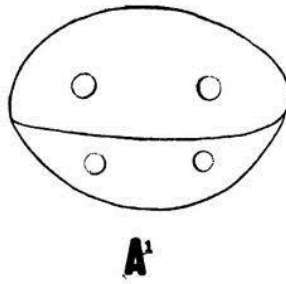
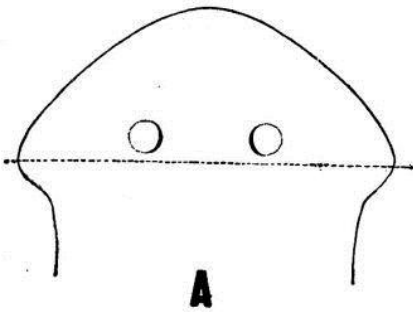
[back](#)



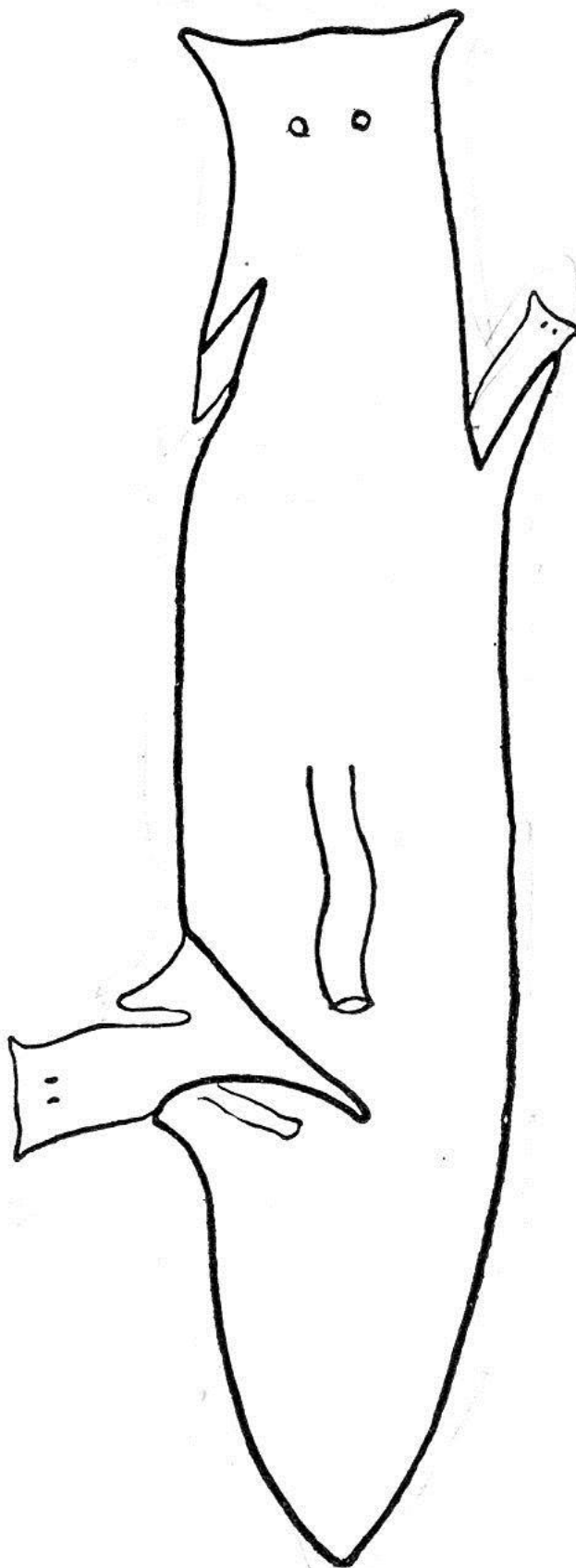
[back](#)



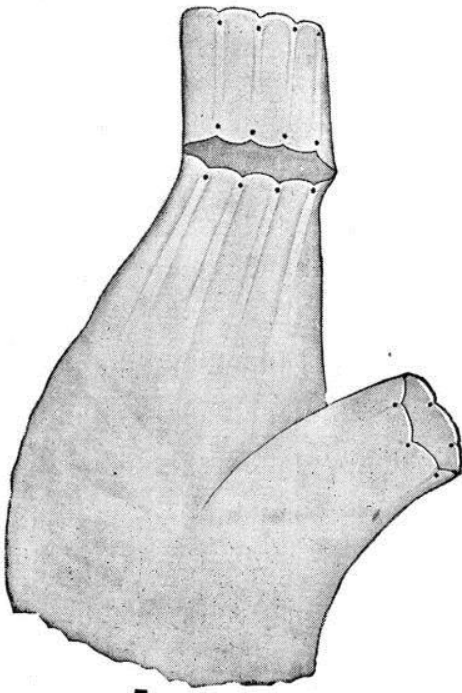
[back](#)



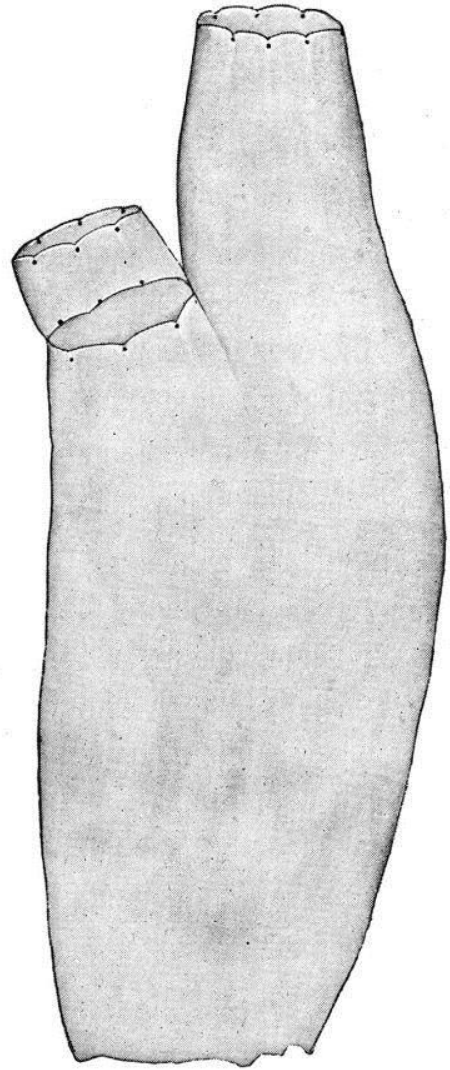
[back](#)



[back](#)

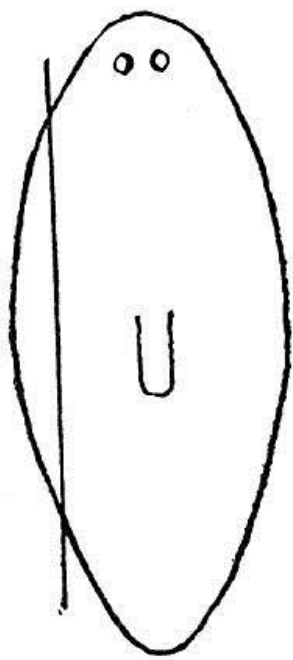


A



B

[back](#)



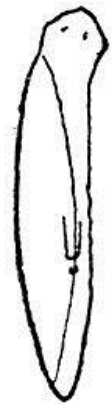
A



a



b



c

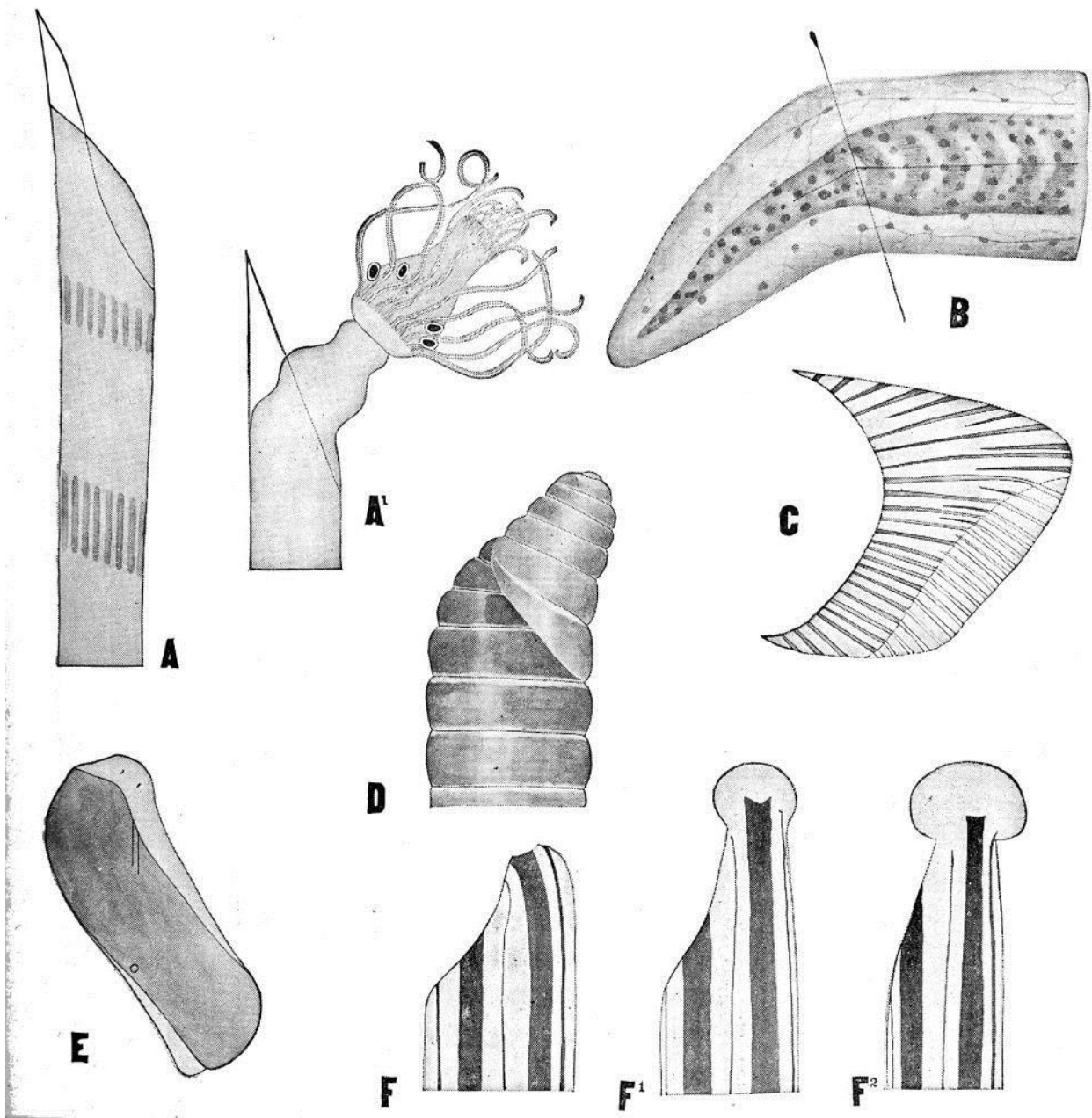


d

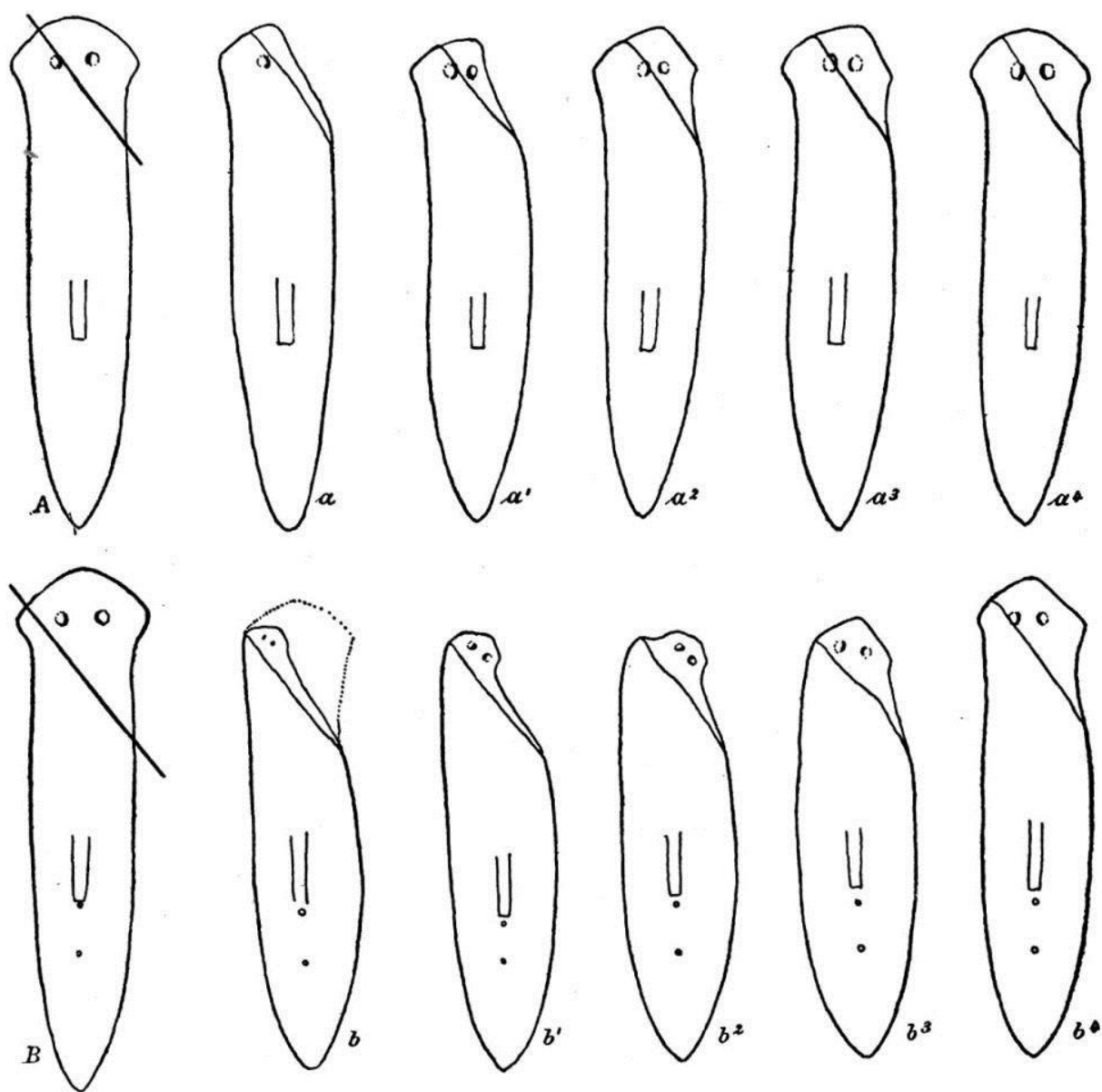


e

[back](#)

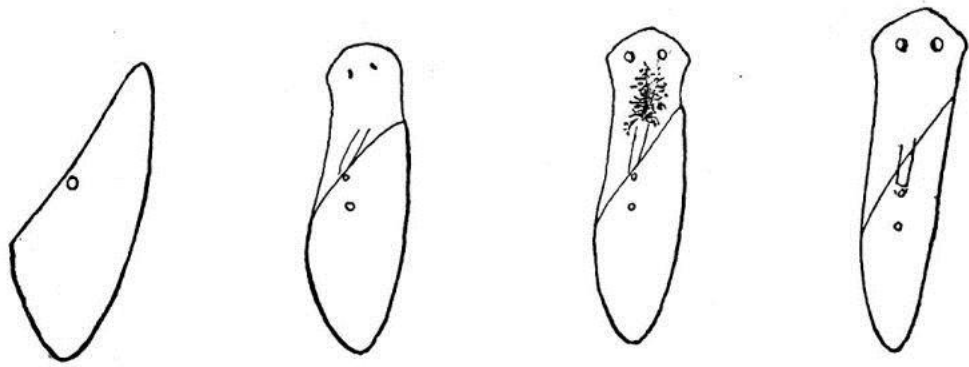


[back](#)

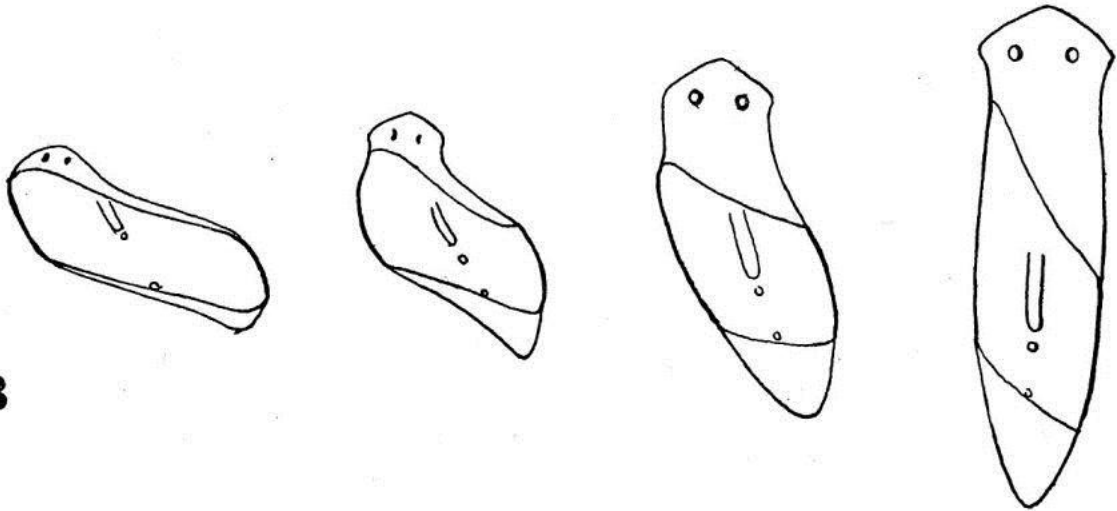


[back](#)

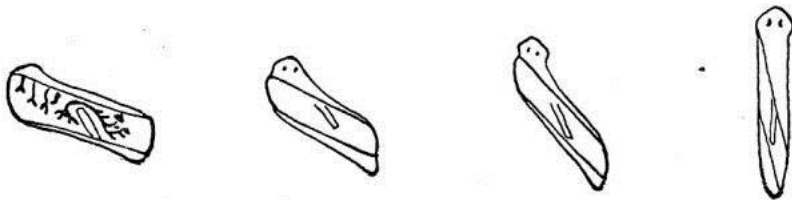
A



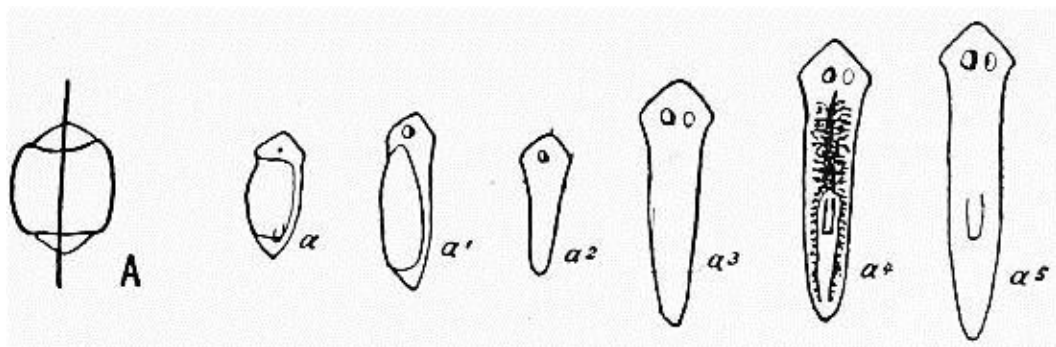
B



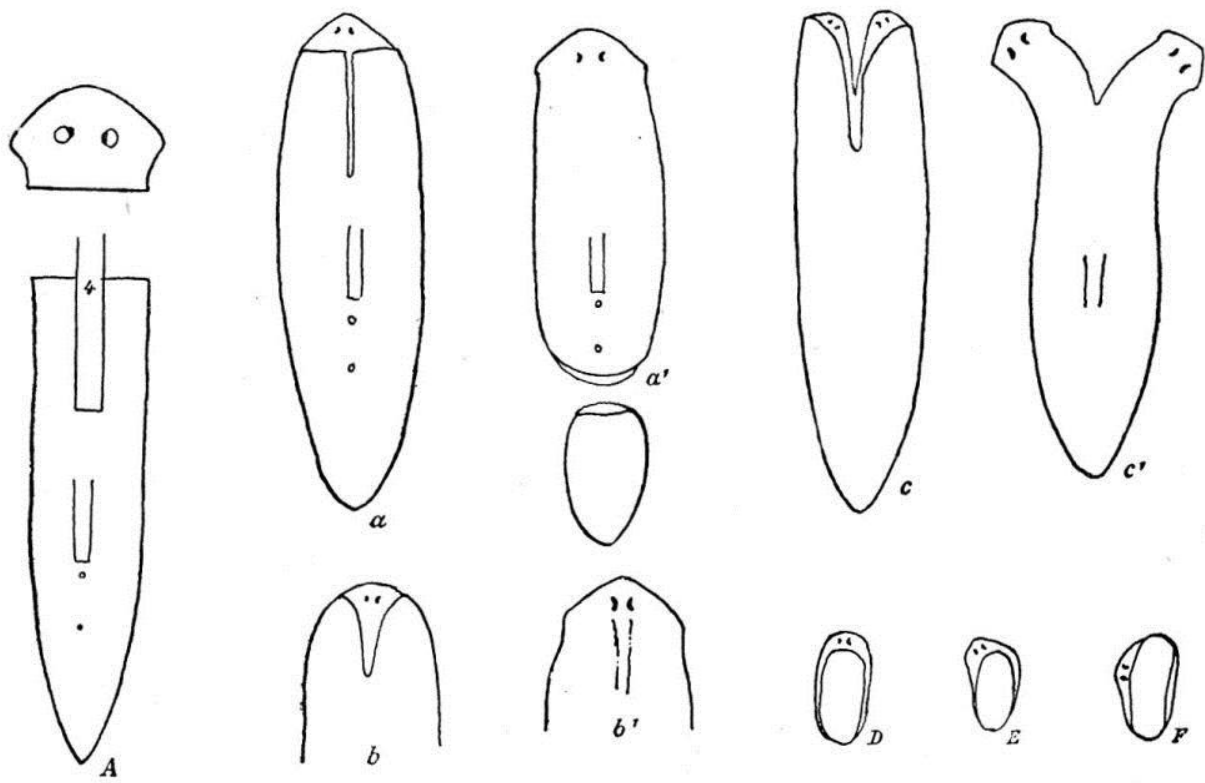
C



[back](#)



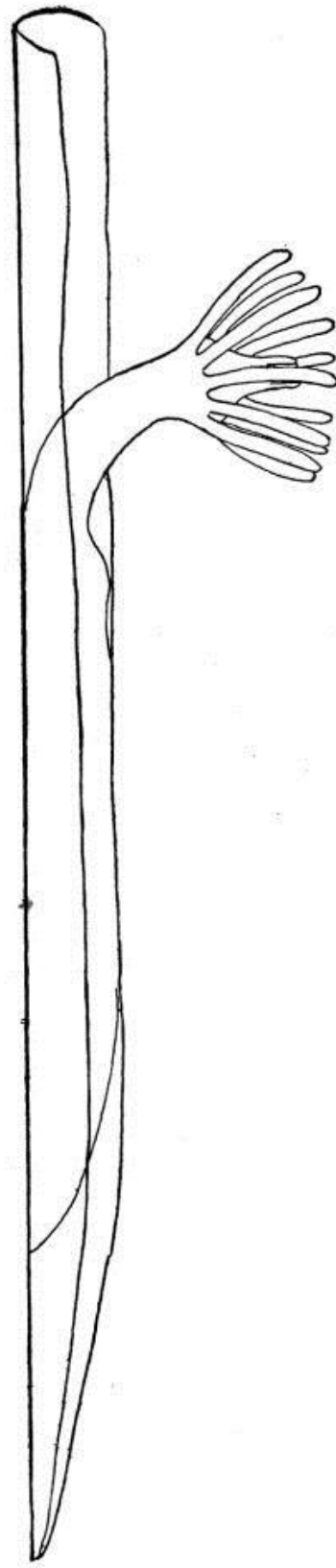
[back](#)



[back](#)

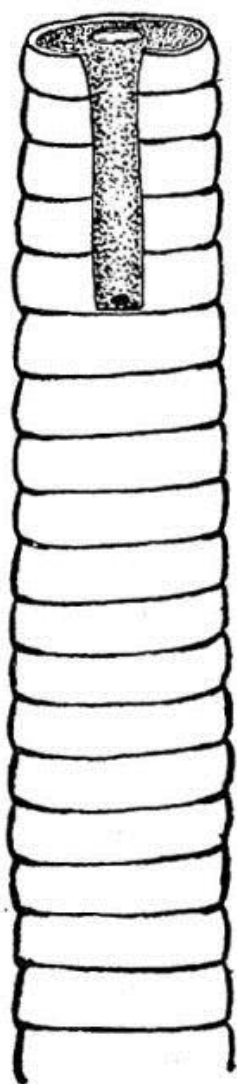
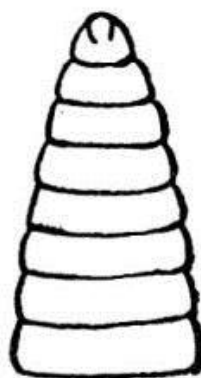
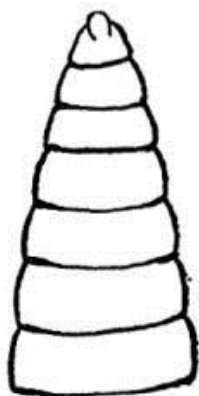


A



B

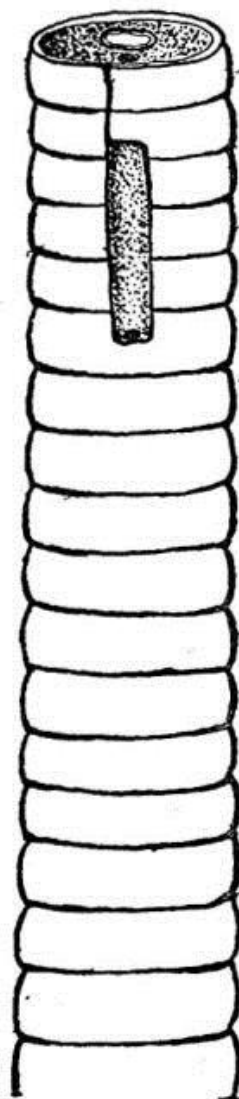
[back](#)



A

B

X



A

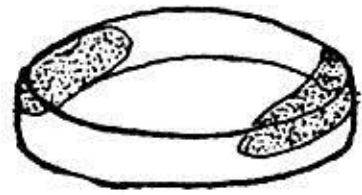
B

Y

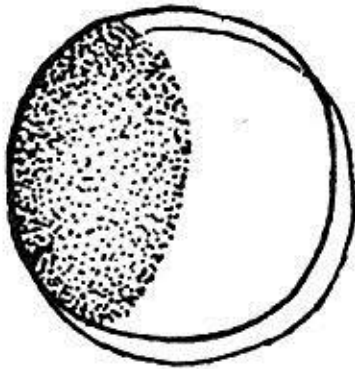
[back](#)



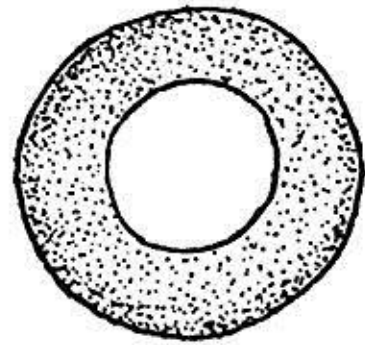
A



B

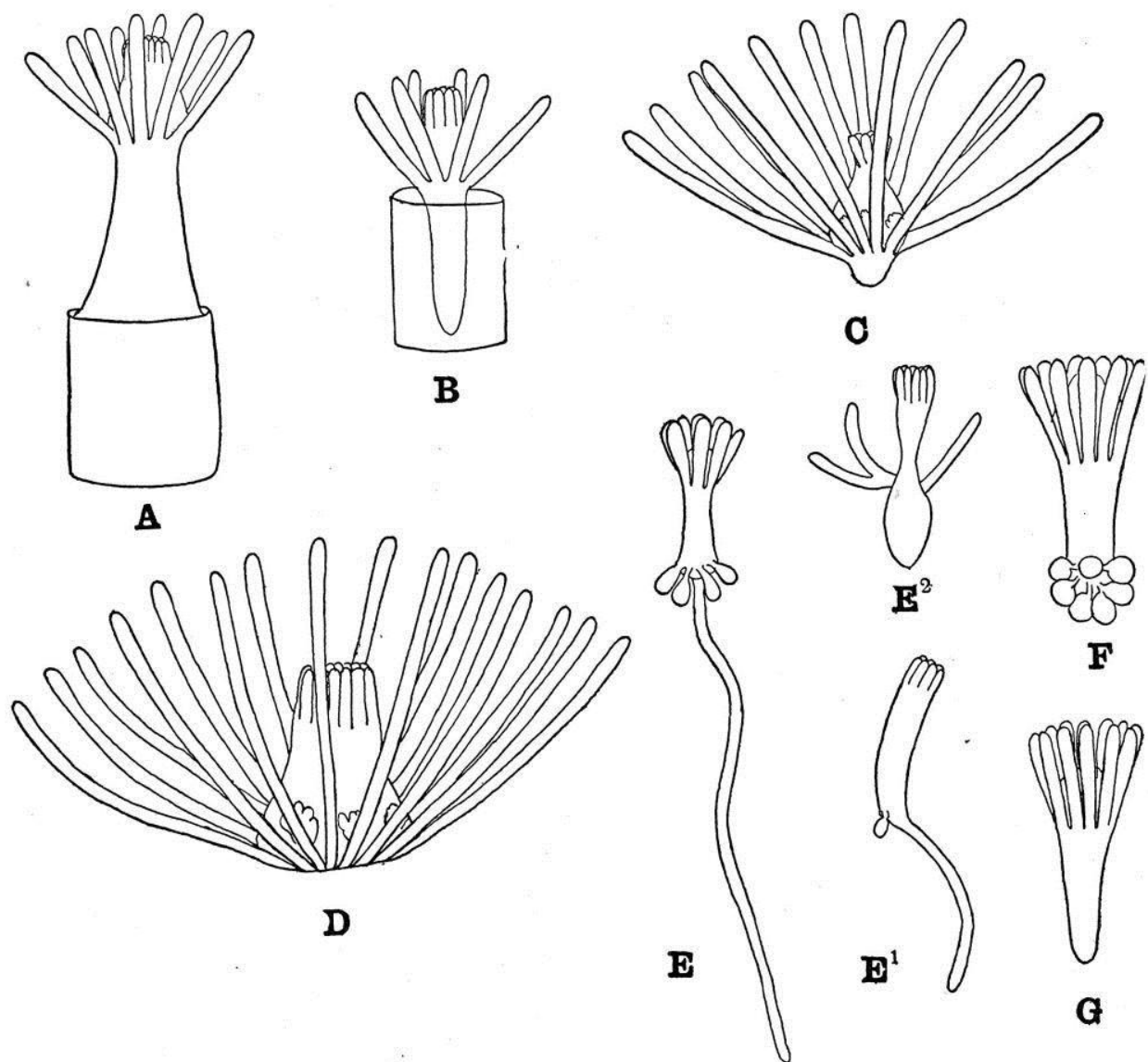


C

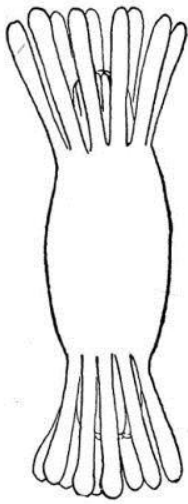


D

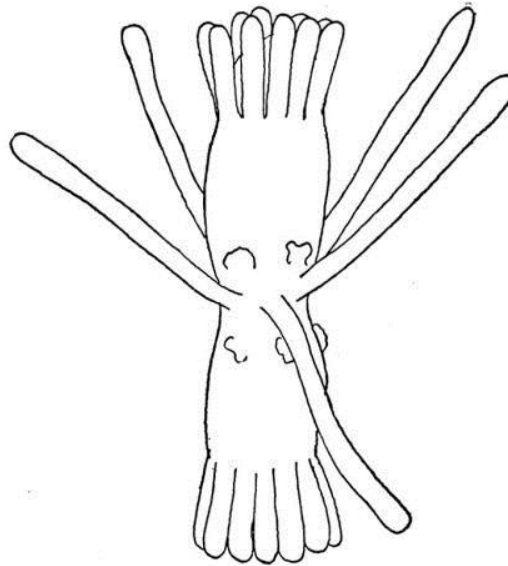
[back](#)



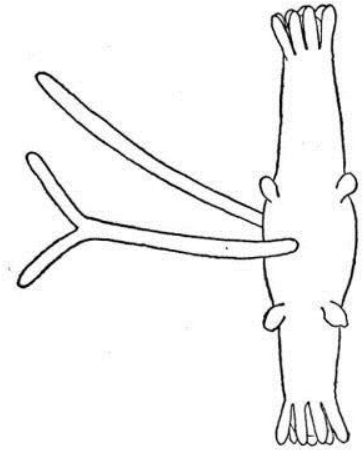
[back](#)



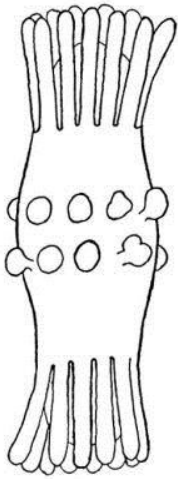
A



B



C



D



E



E¹



E²



E³

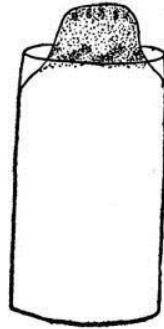
[back](#)



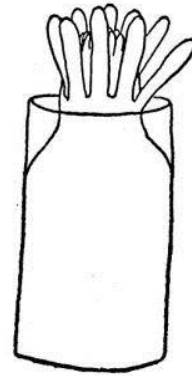
A



B



C

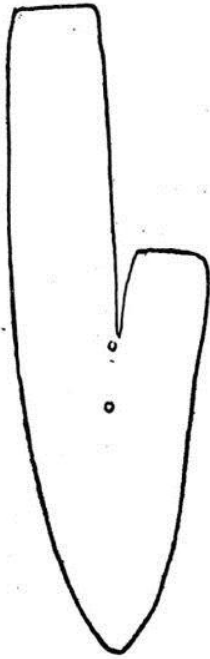


C'

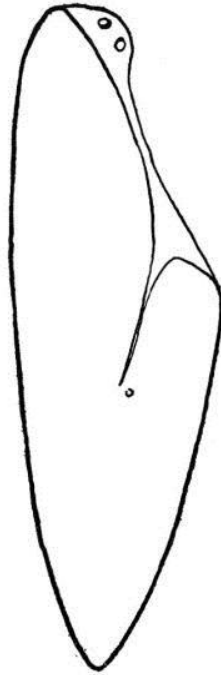


D

[back](#)

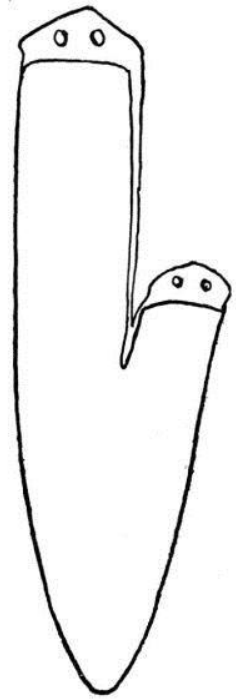


A

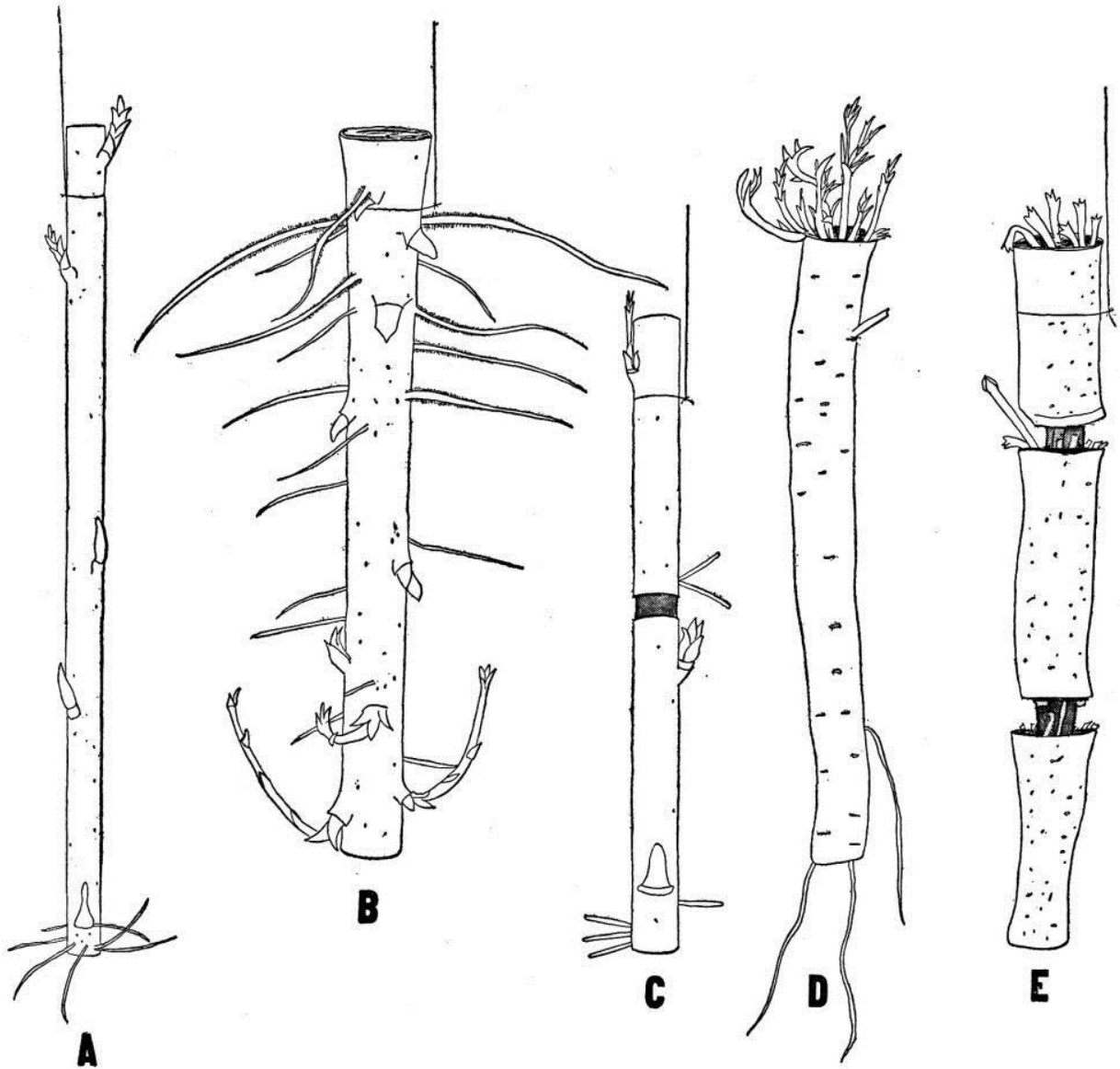


B

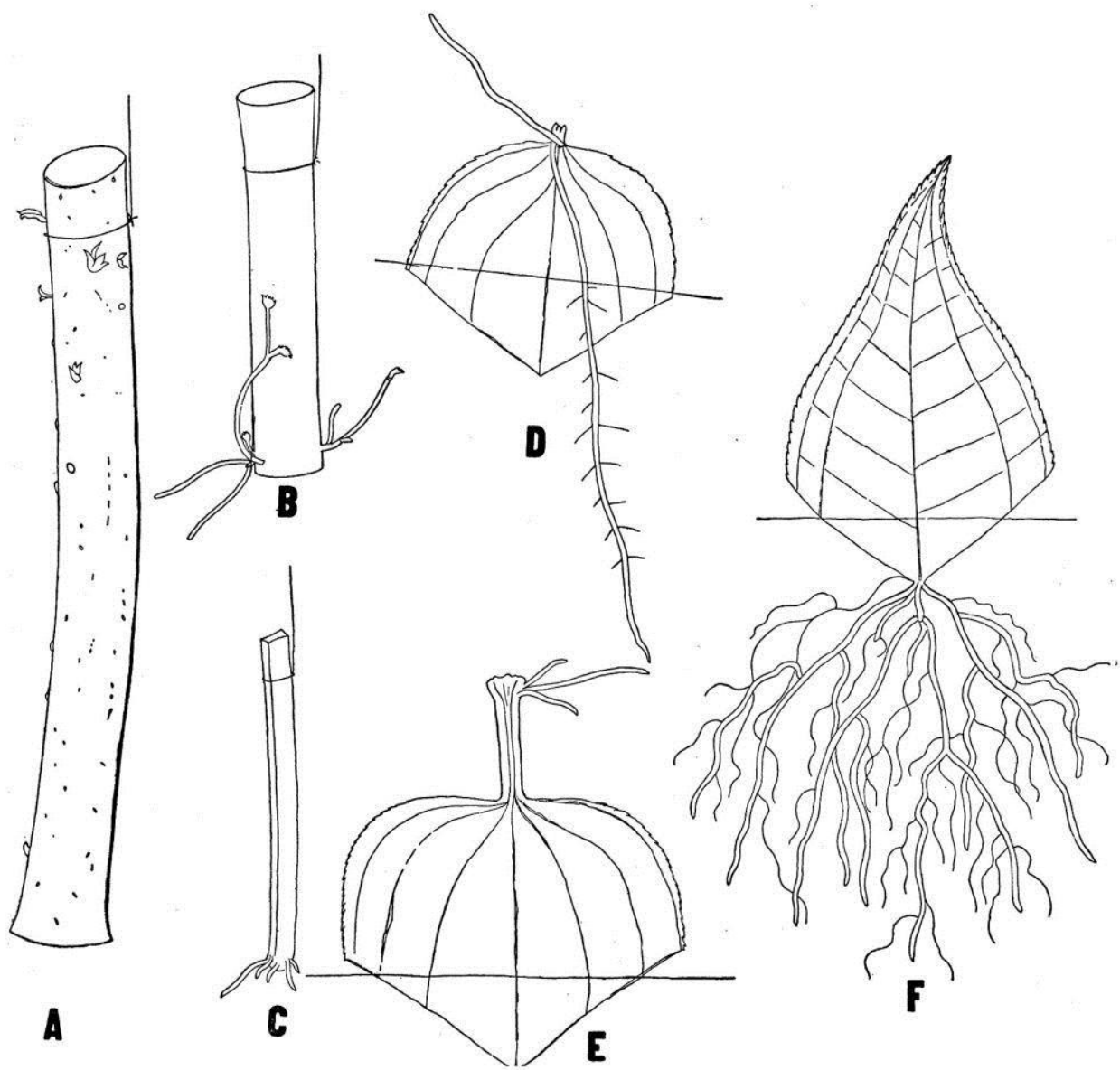
[back](#)



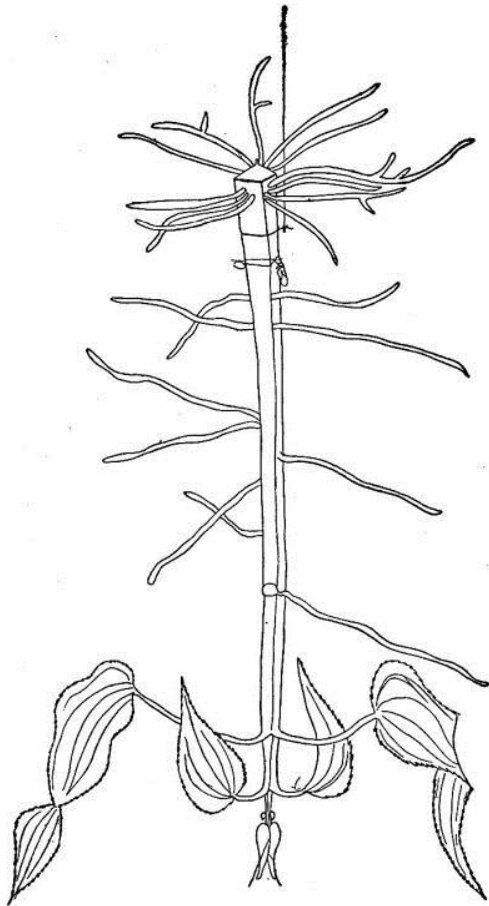
C



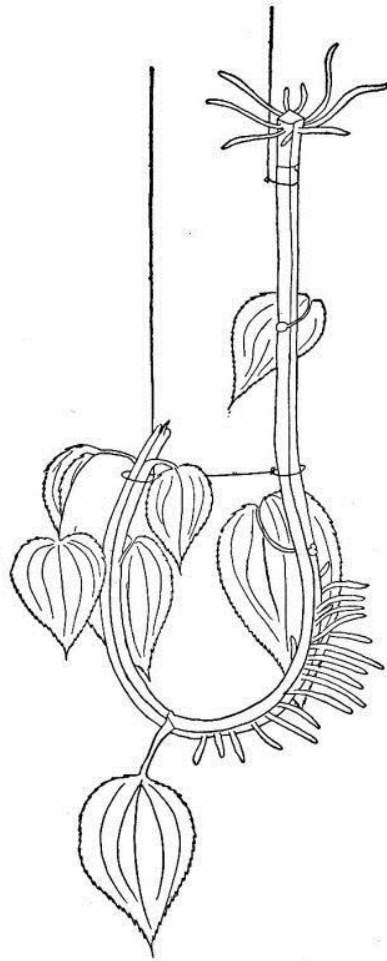
[back](#)



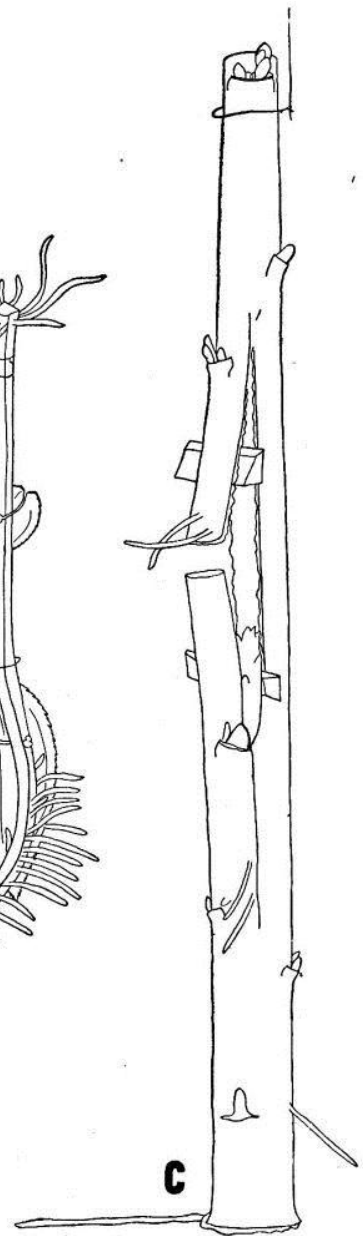
[back](#)



A

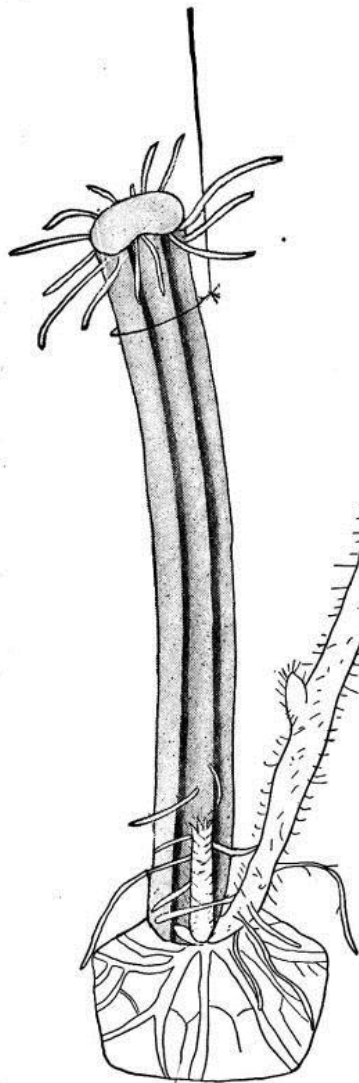


B

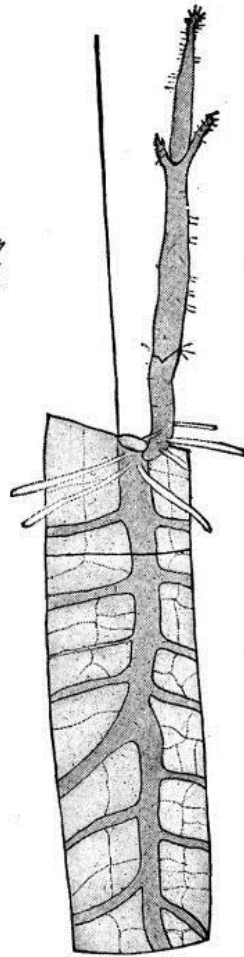


C

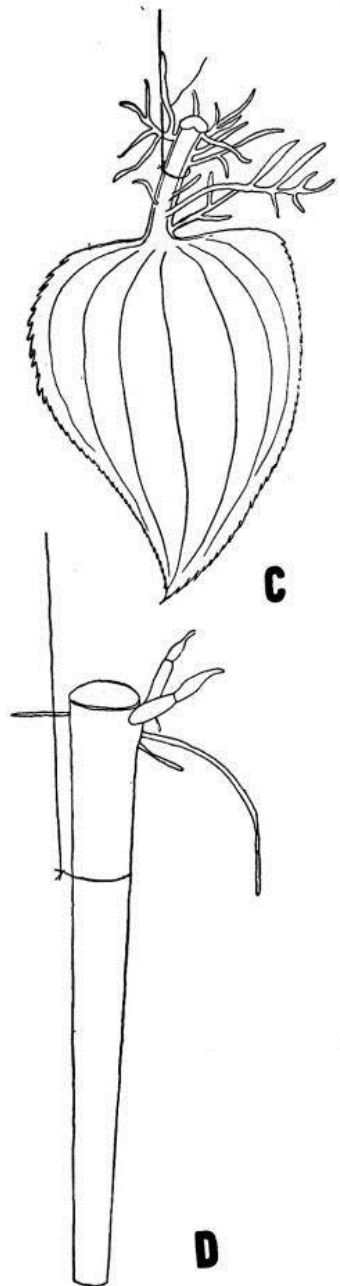
[back](#)



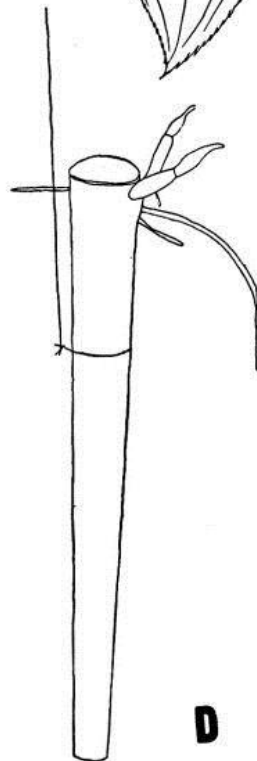
A



B

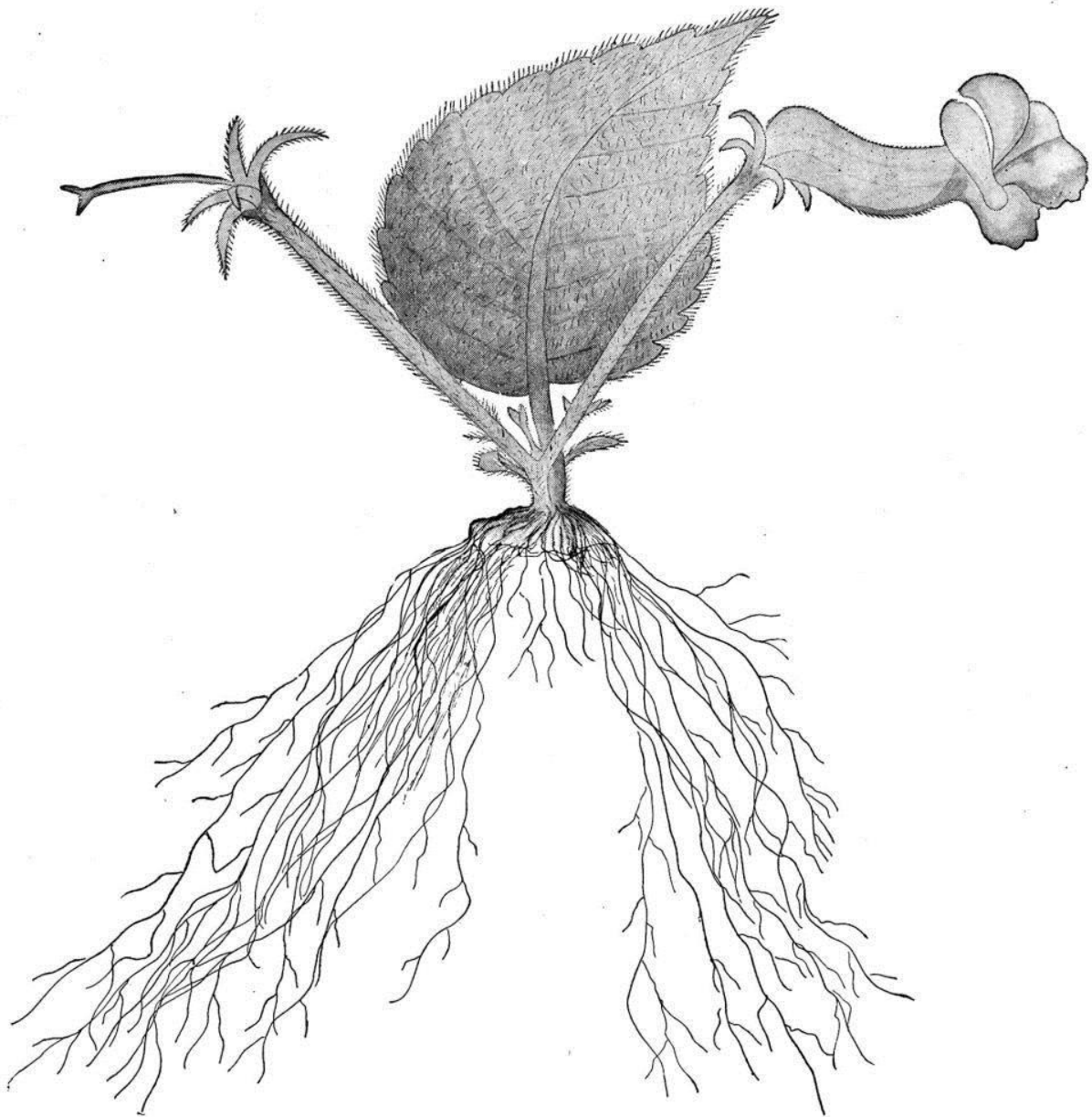


C

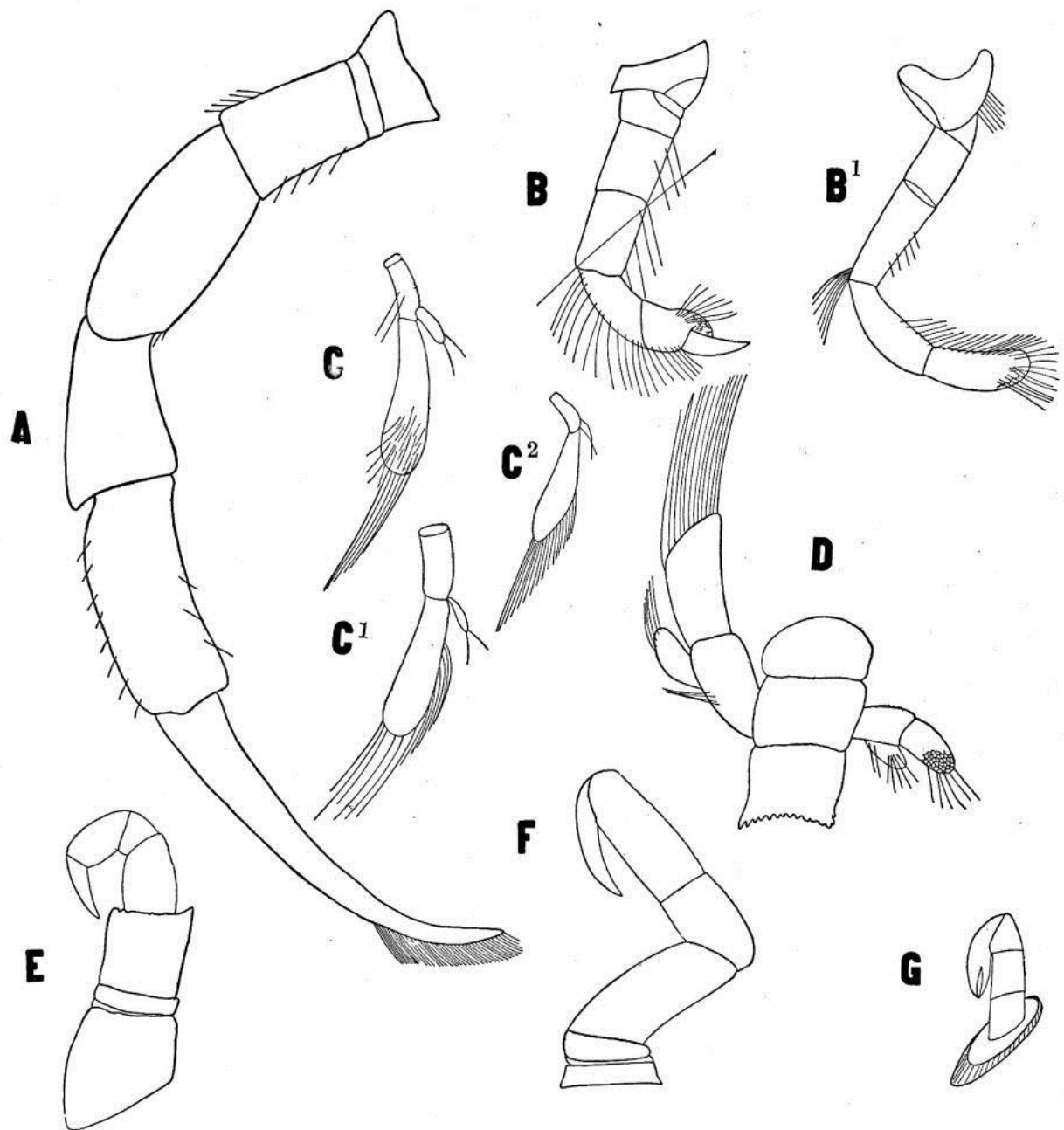


D

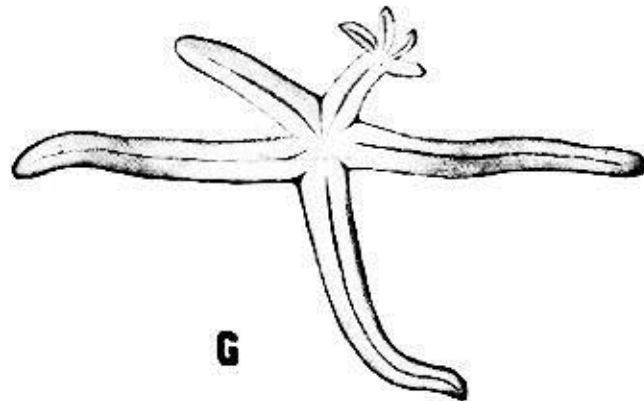
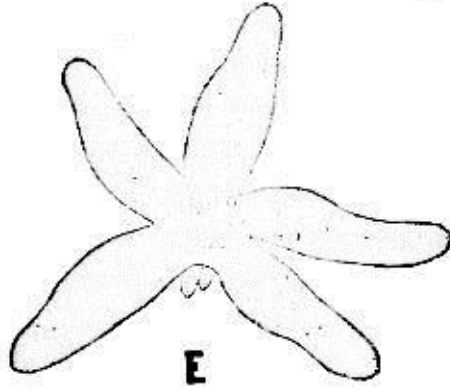
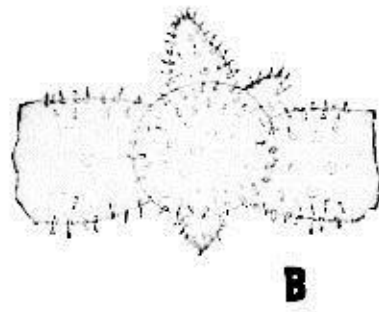
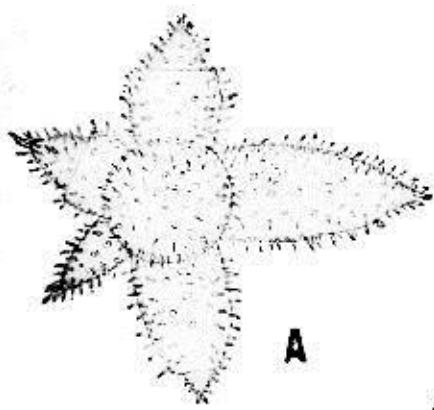
[back](#)



[back](#)

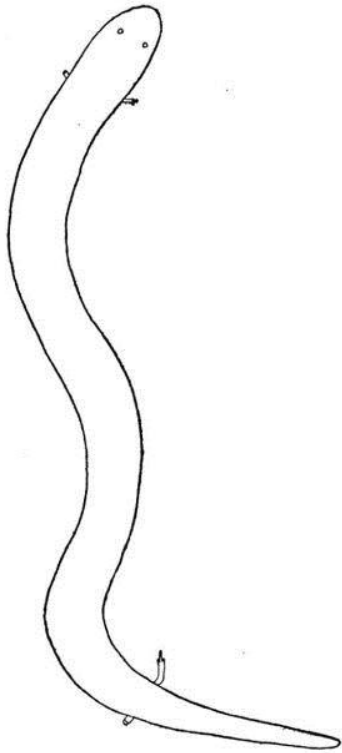


[back](#)

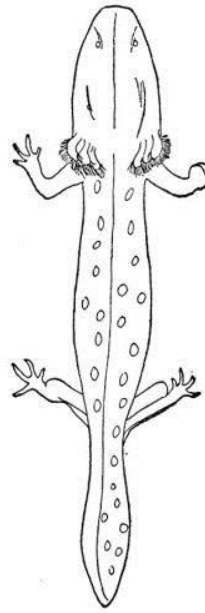


[back](#)

A



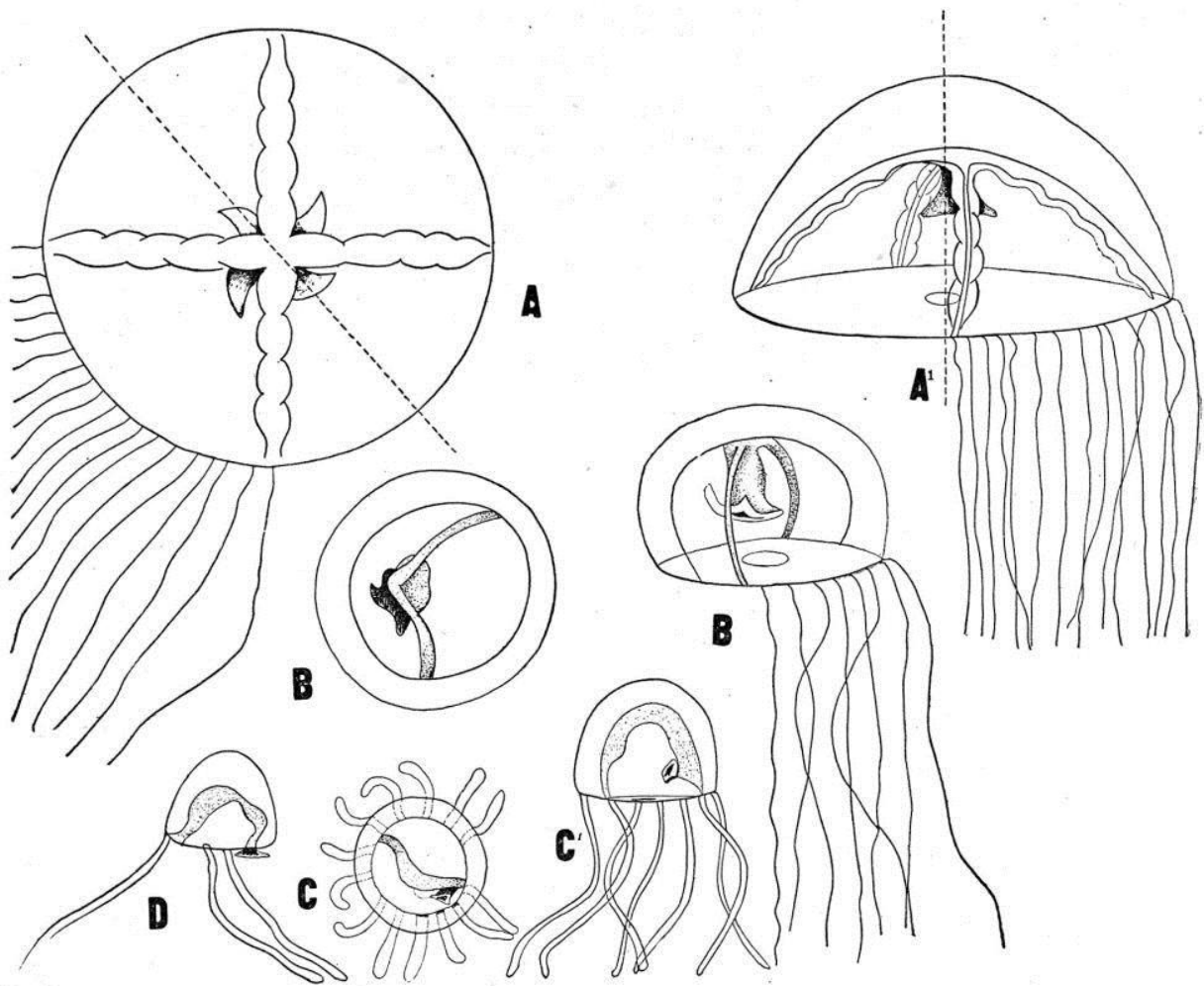
B



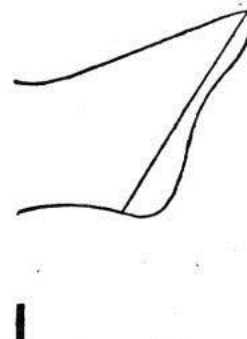
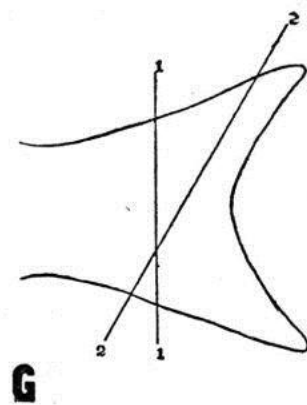
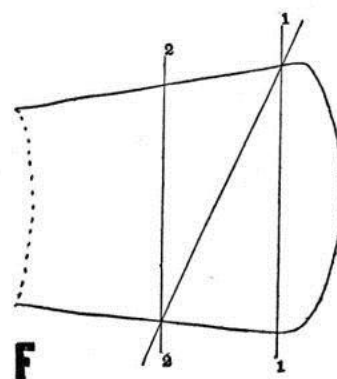
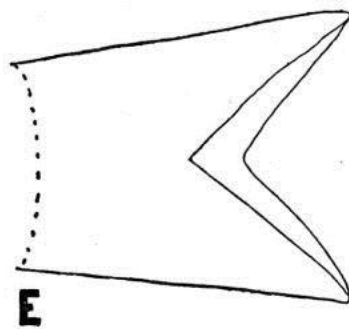
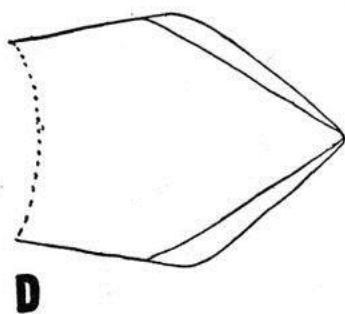
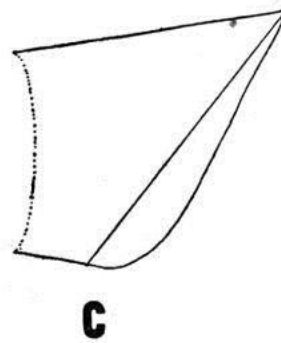
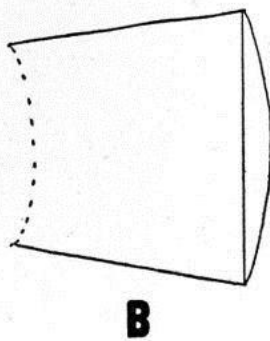
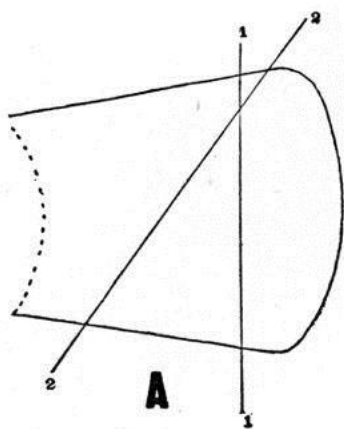
C



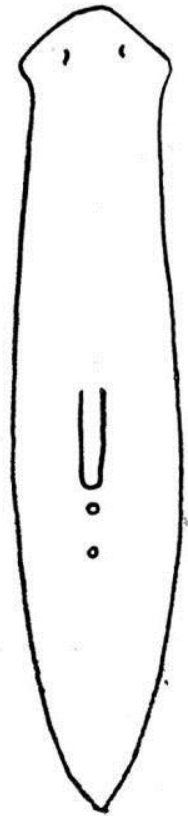
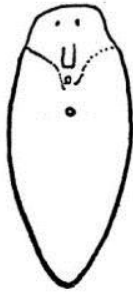
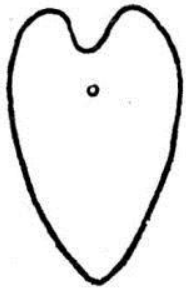
[back](#)



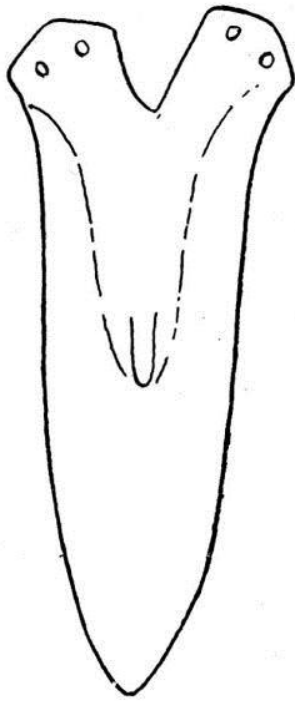
[back](#)



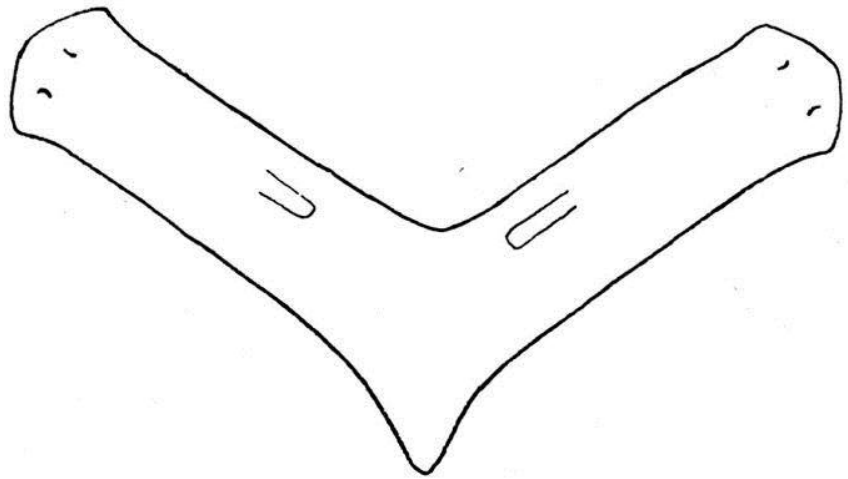
[back](#)



[back](#)

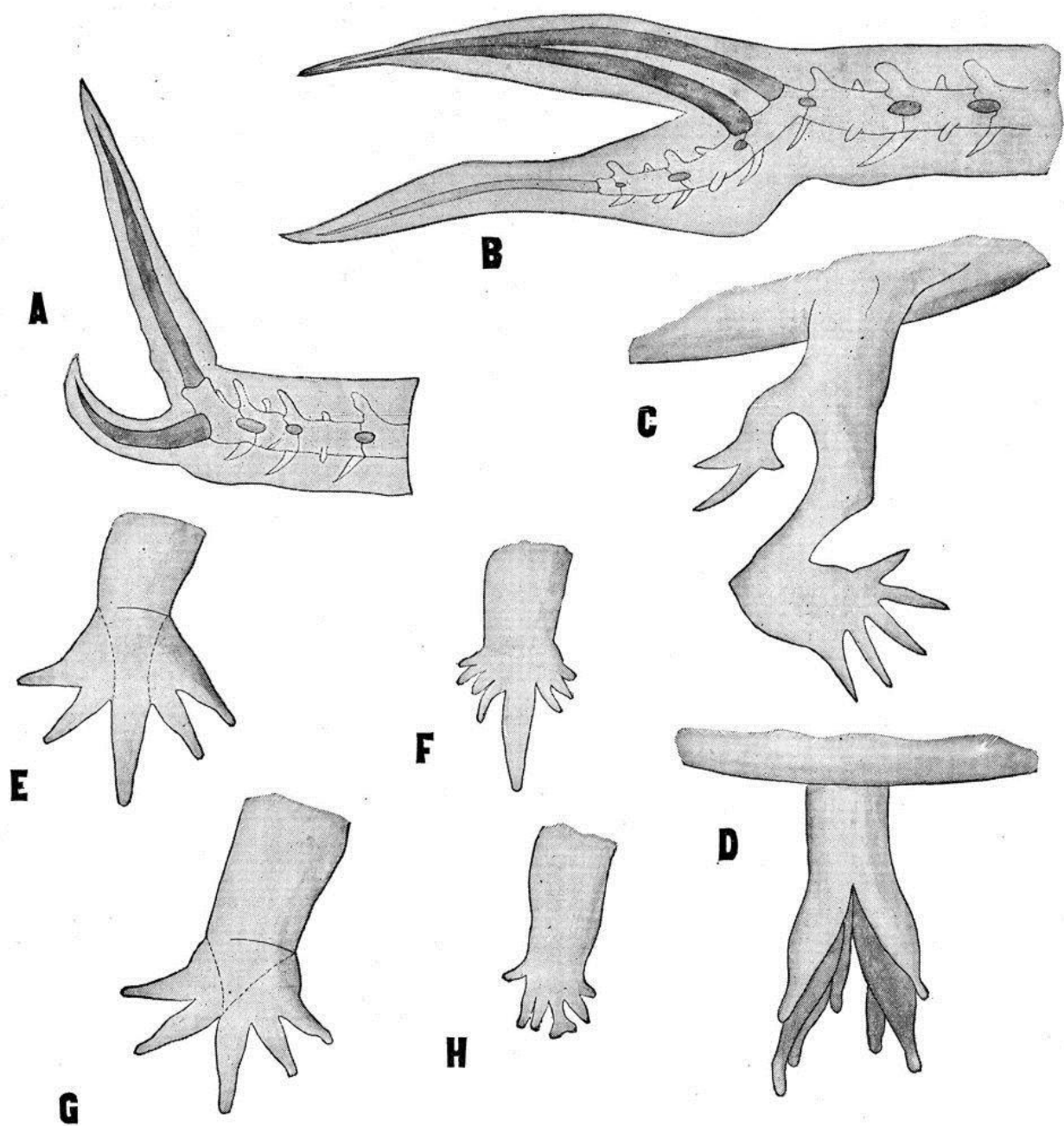


A

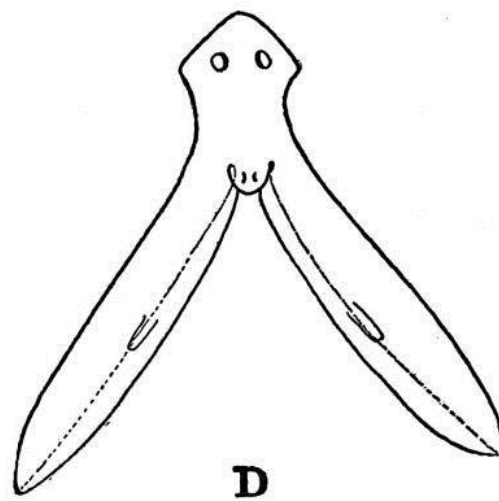
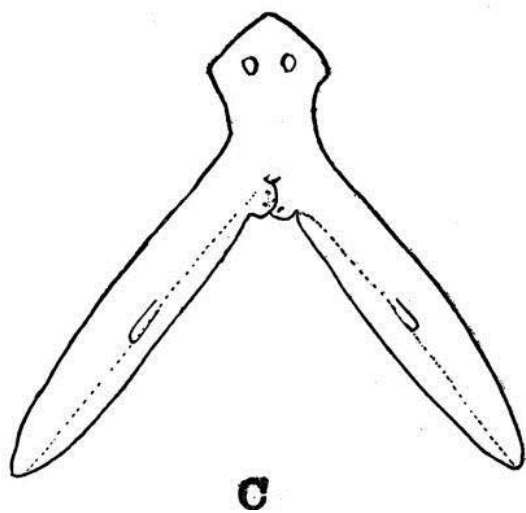
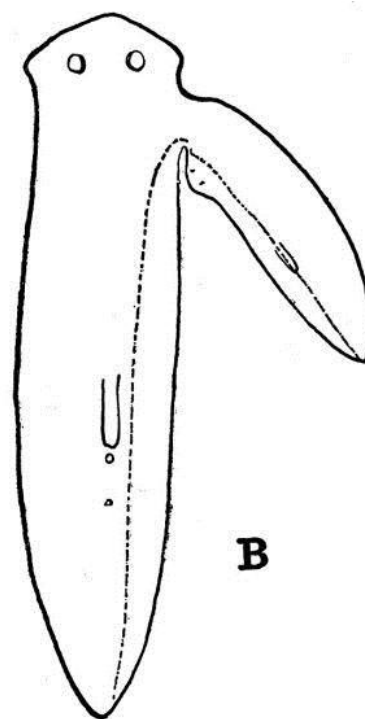
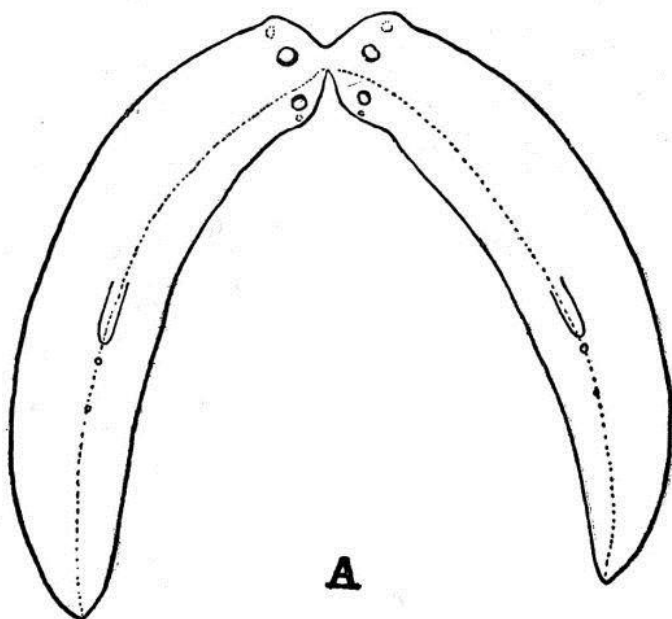


B

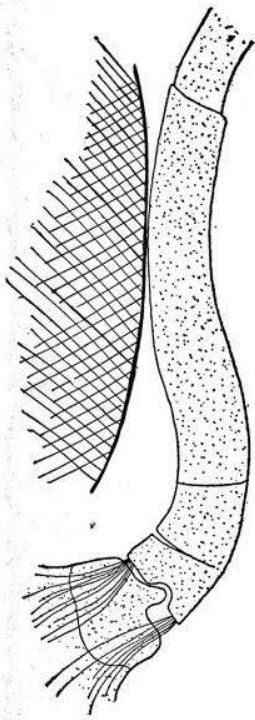
[back](#)



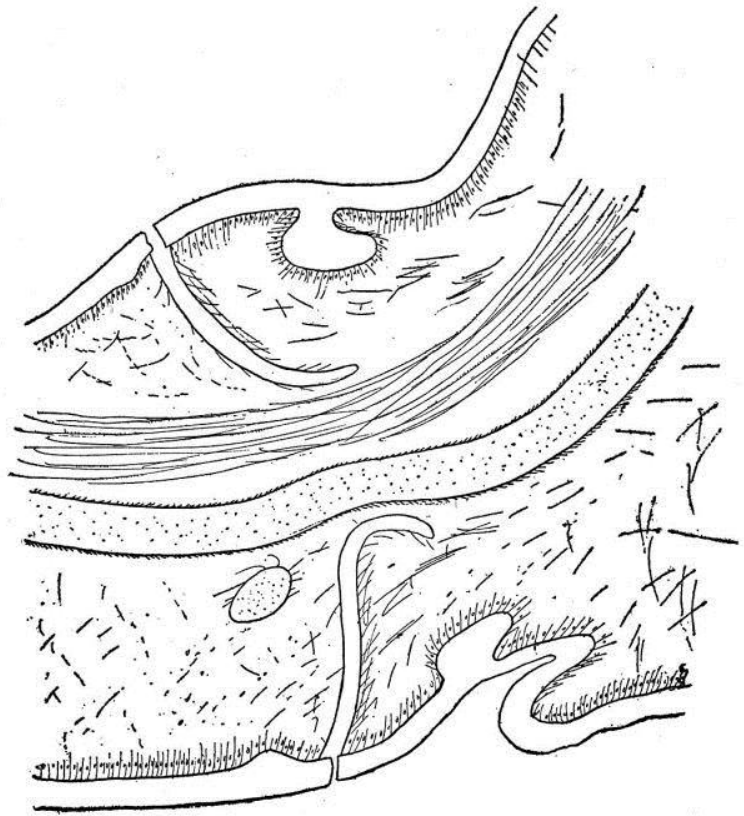
[back](#)



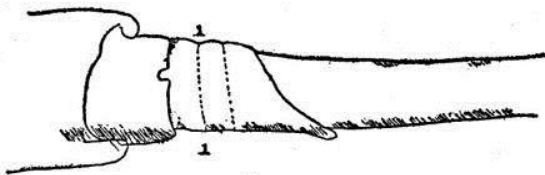
[back](#)



B

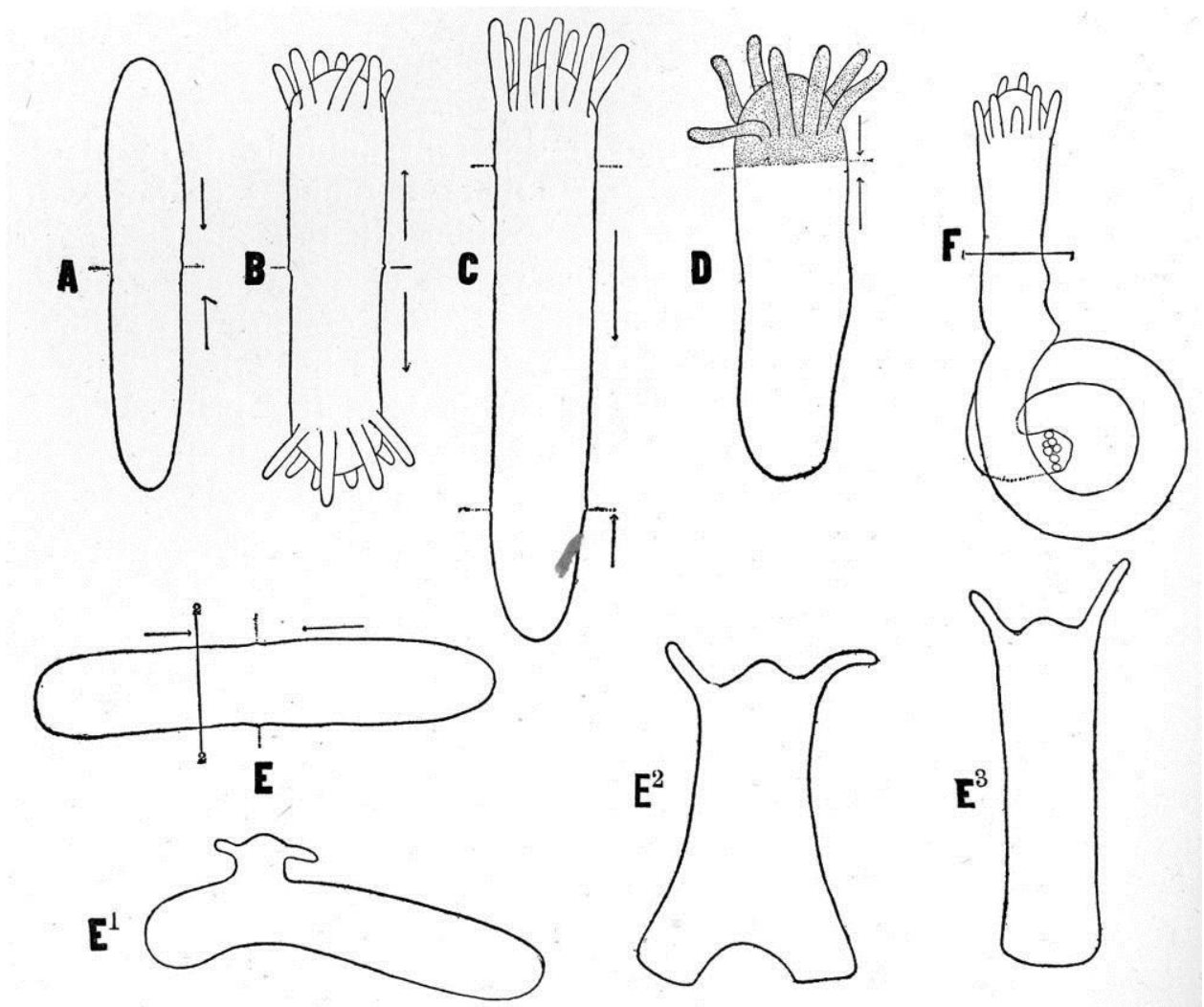


C

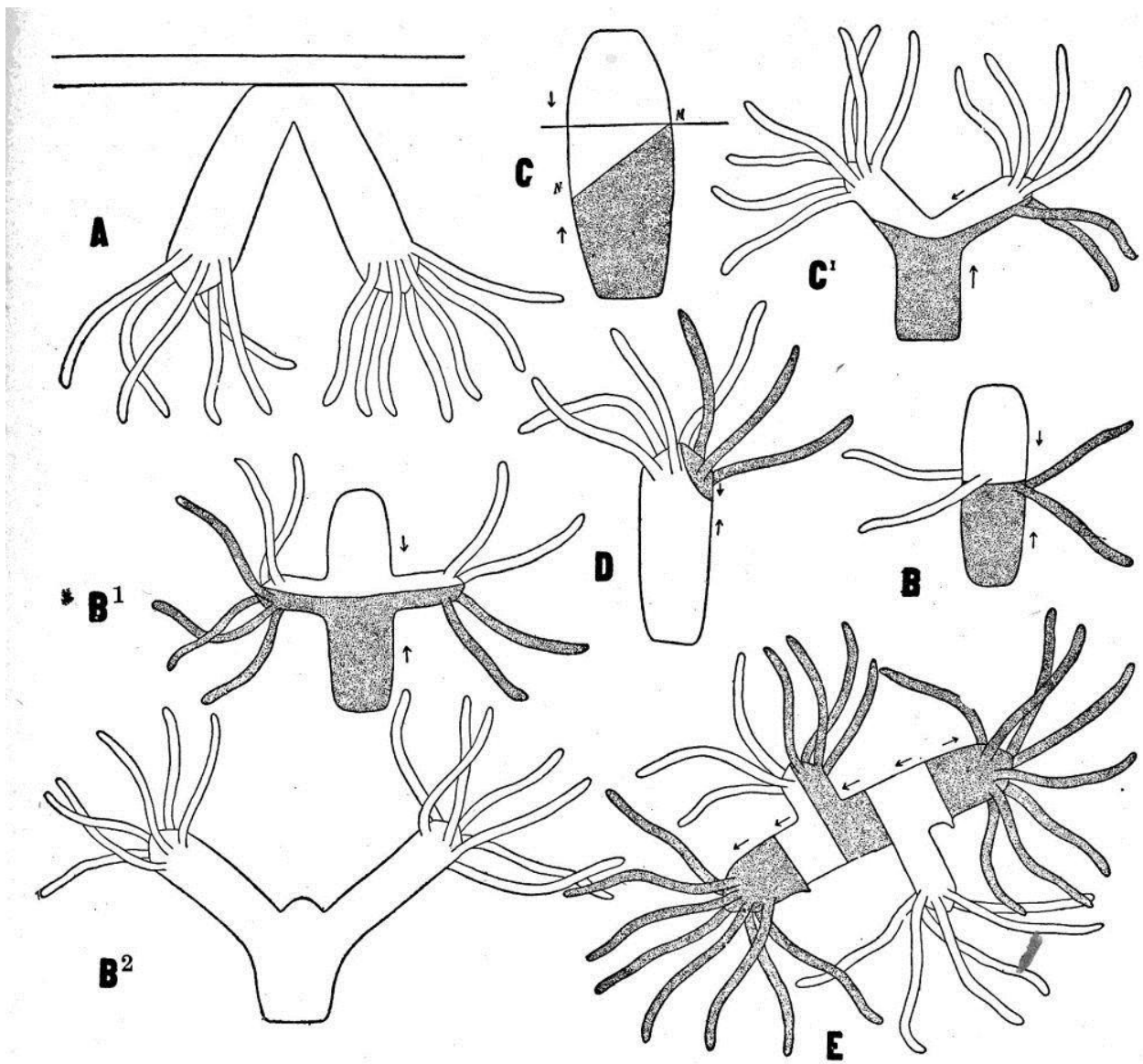


A

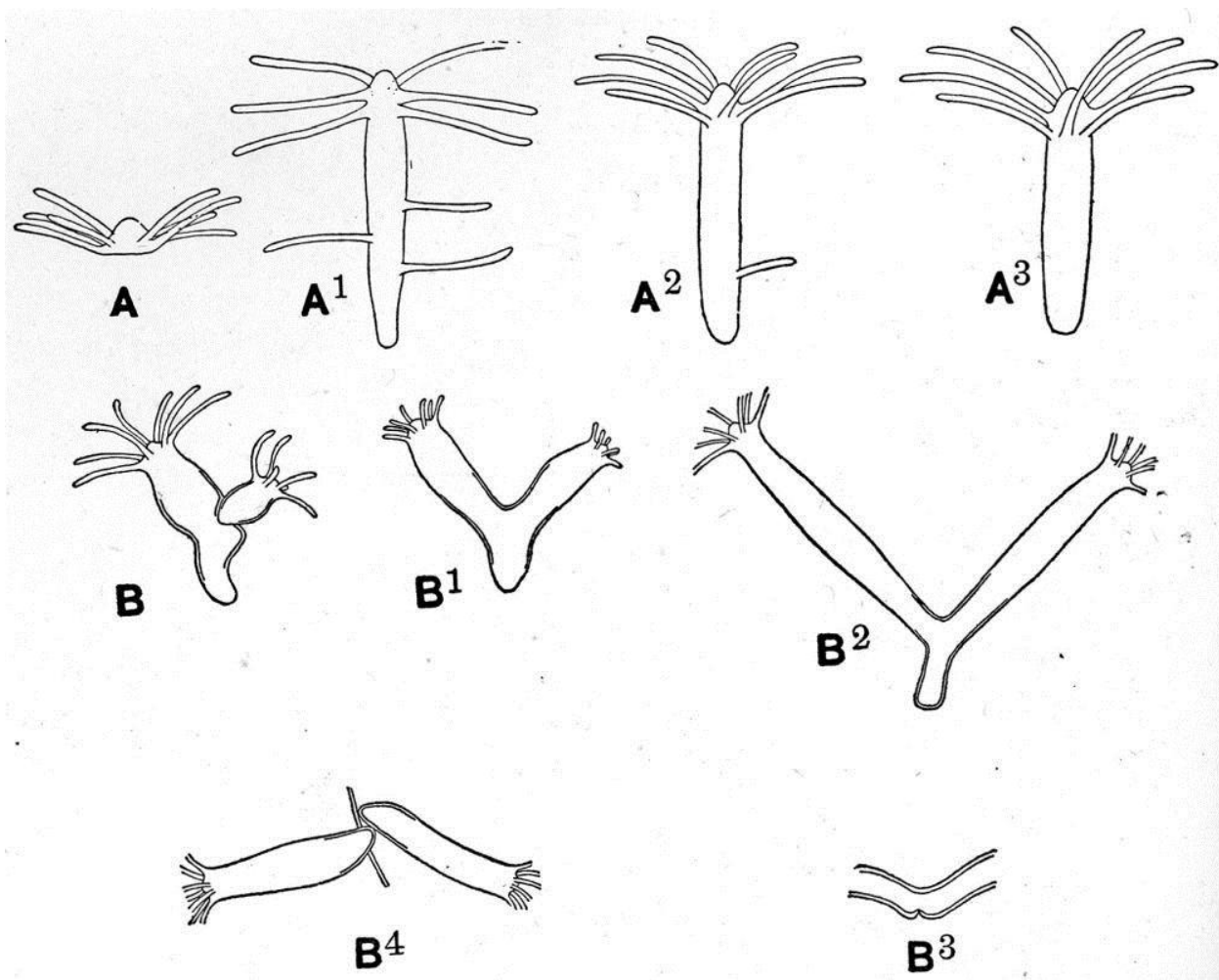
[back](#)



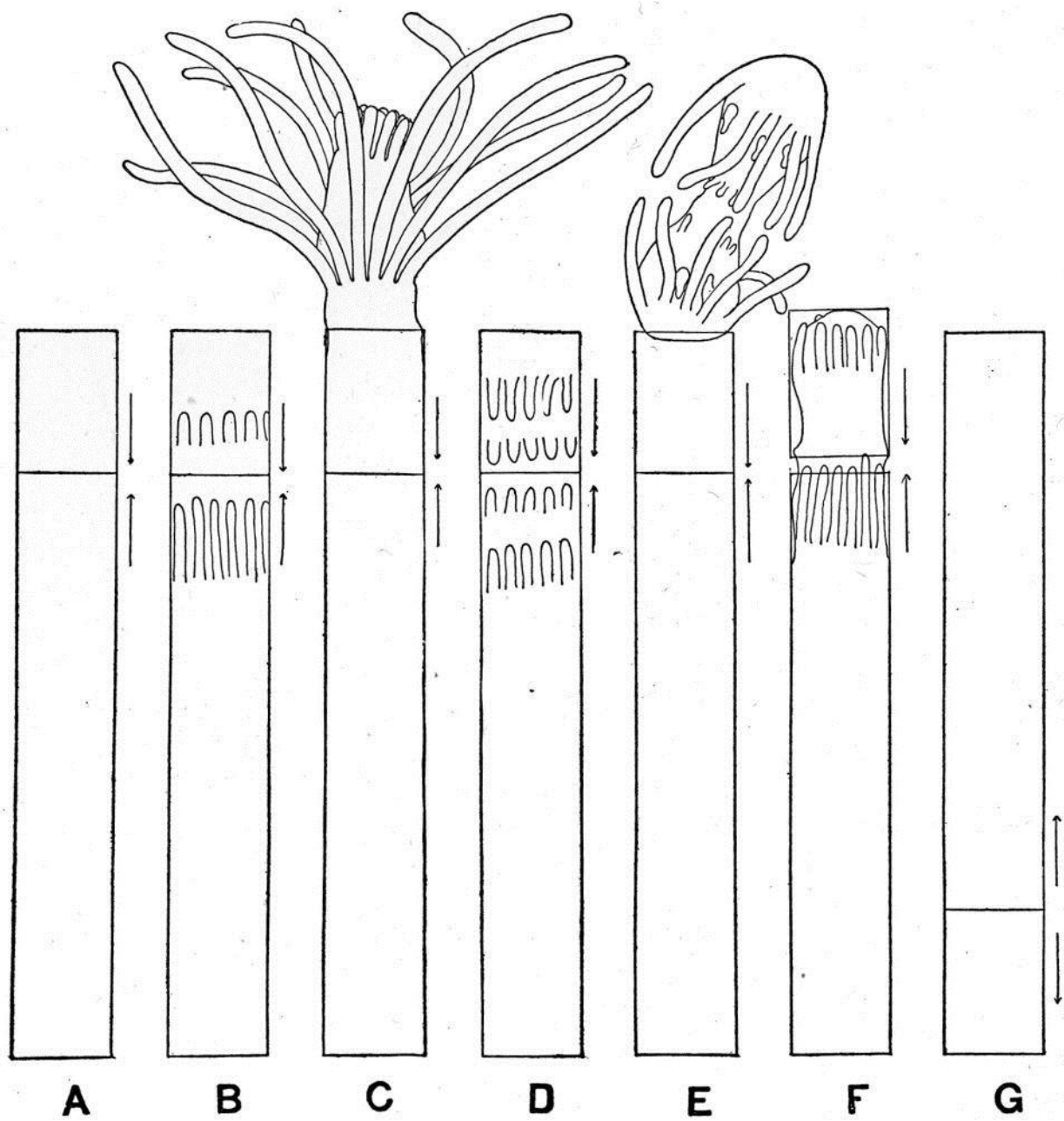
[back](#)



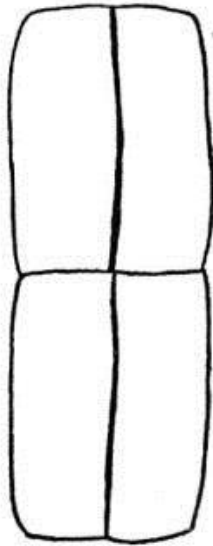
[back](#)



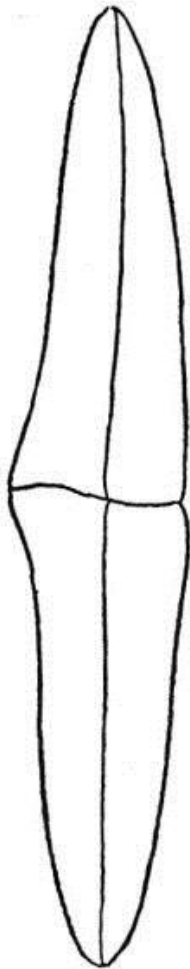
[back](#)



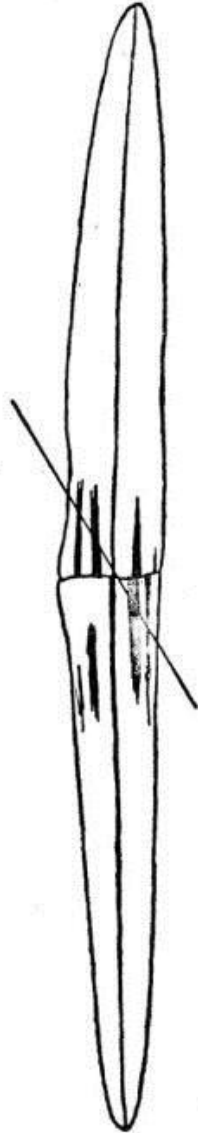
[back](#)



A



B

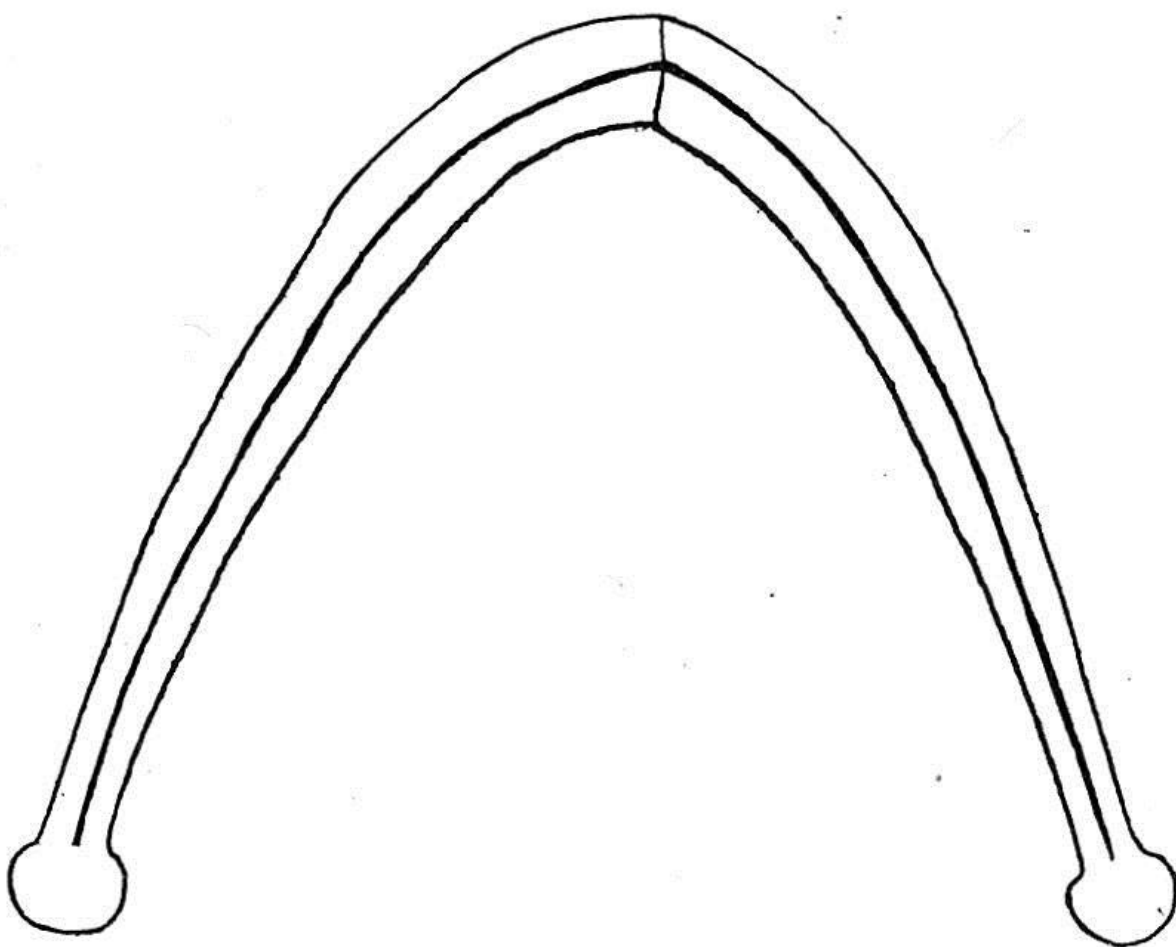


C

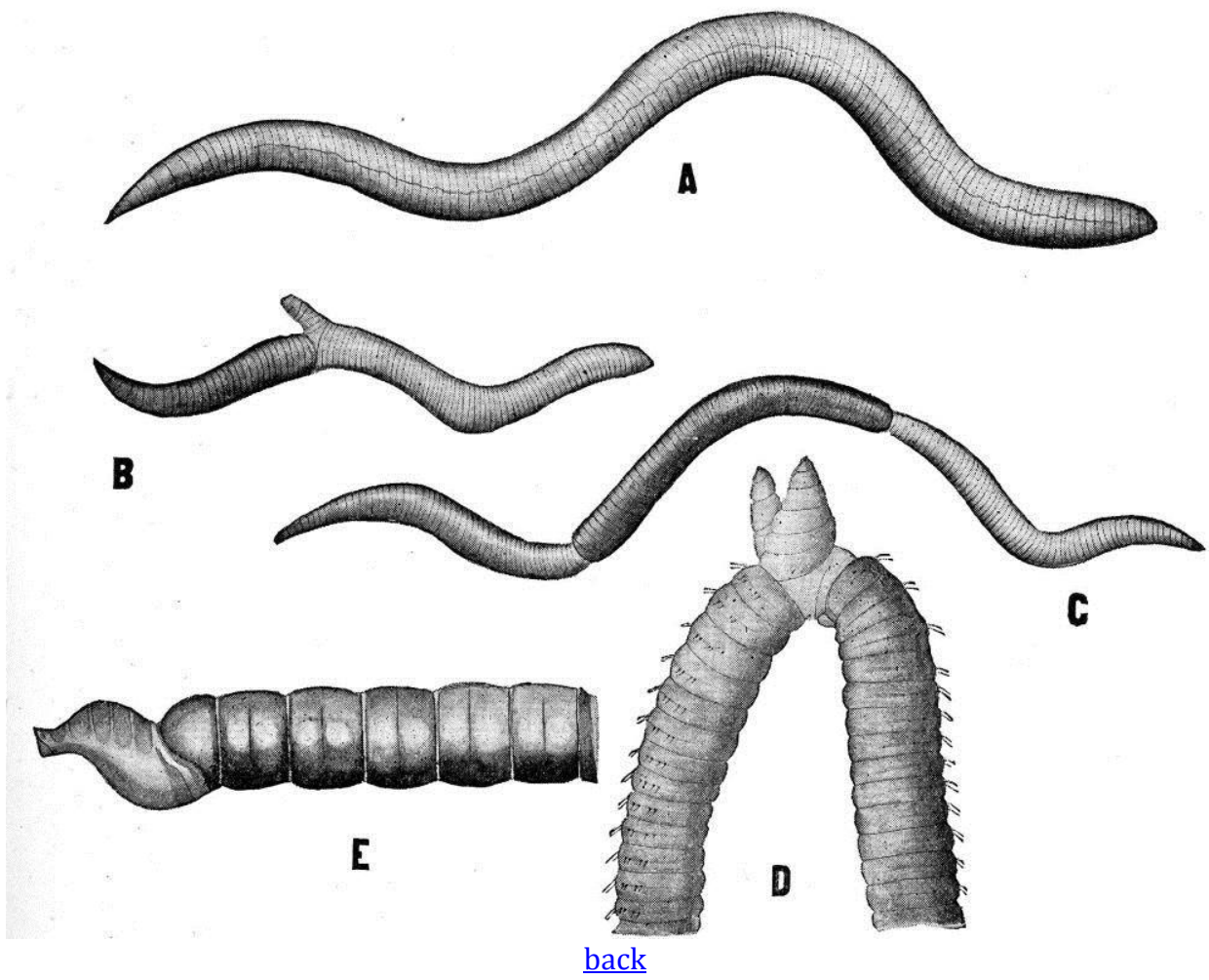


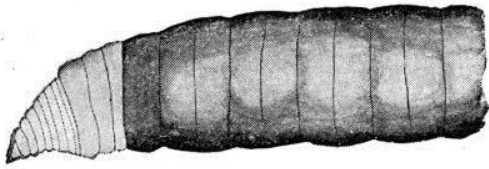
D

[back](#)

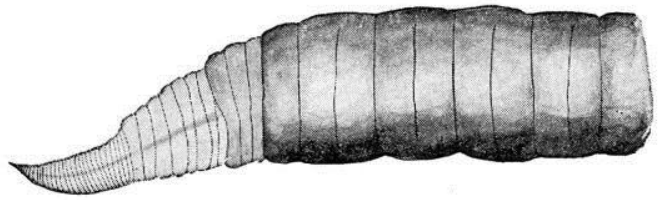


[back](#)

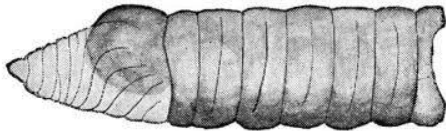




A



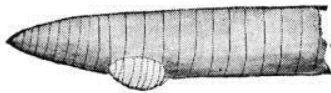
B



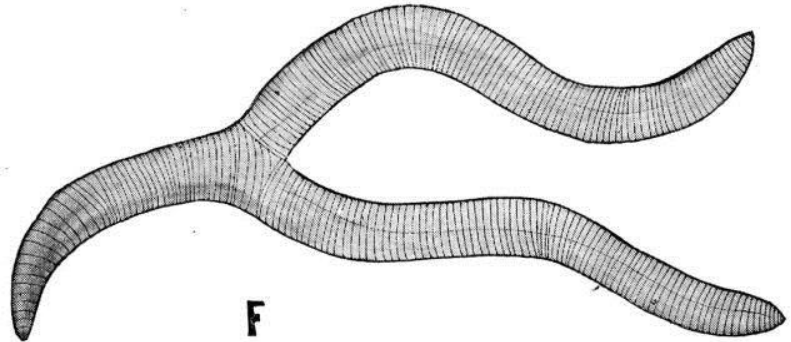
C



D

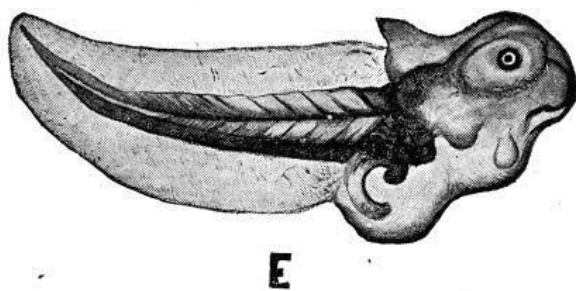
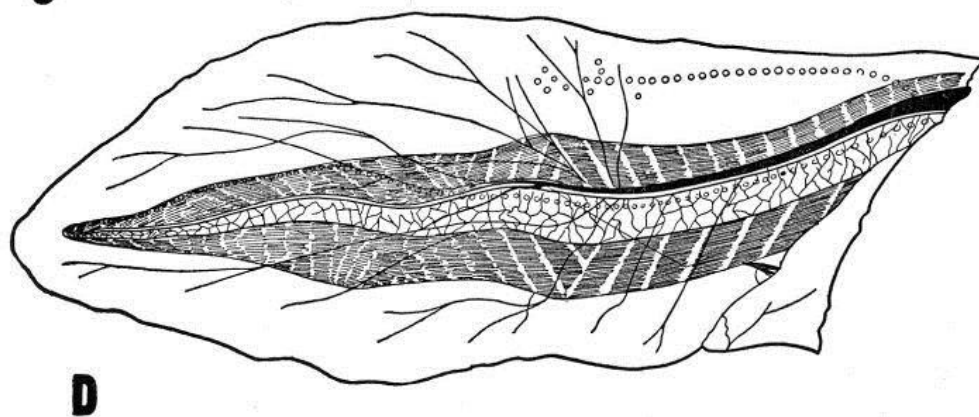
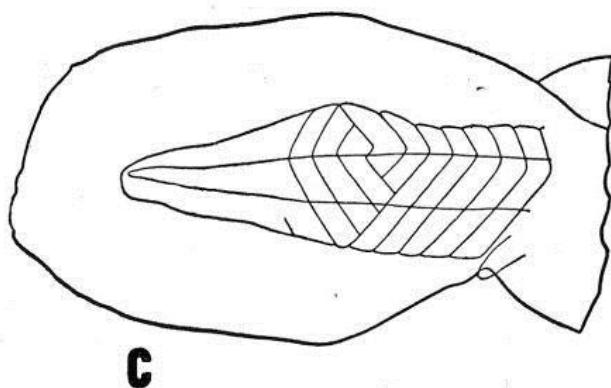
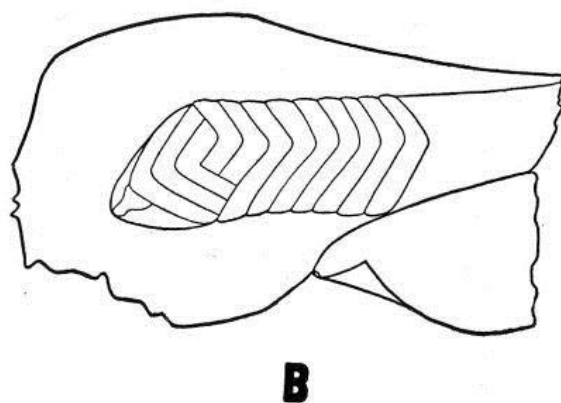
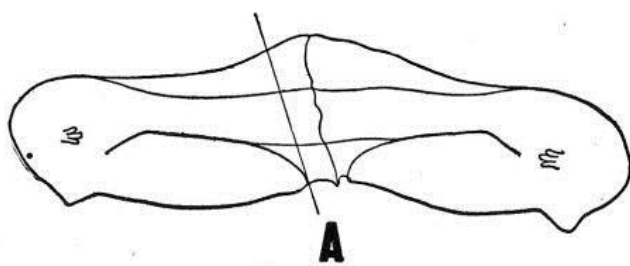


E

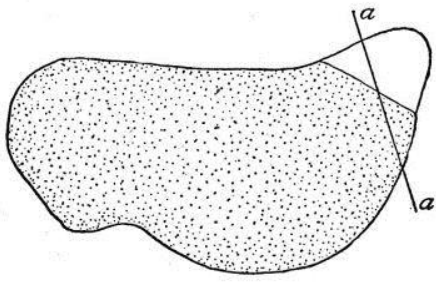


F

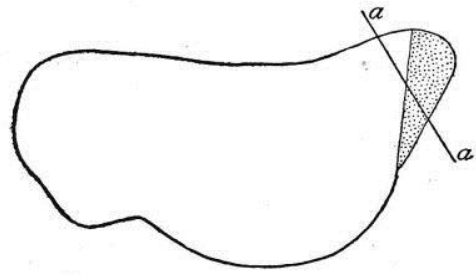
[back](#)



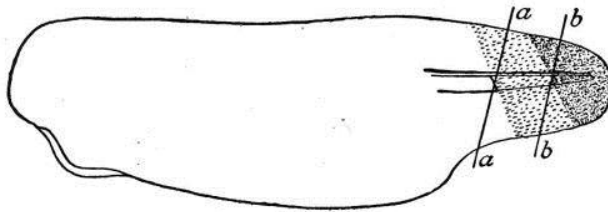
[back](#)



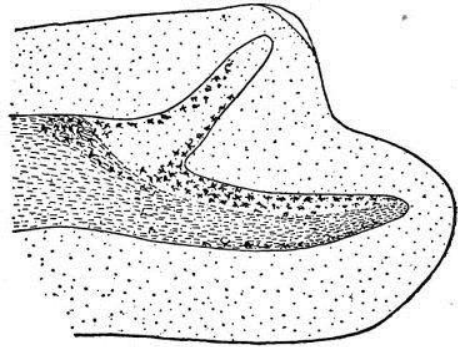
A



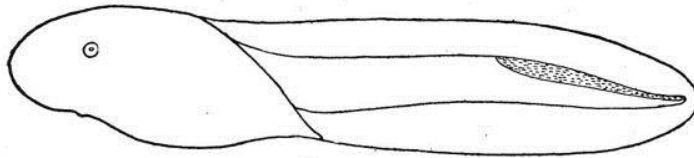
B



C

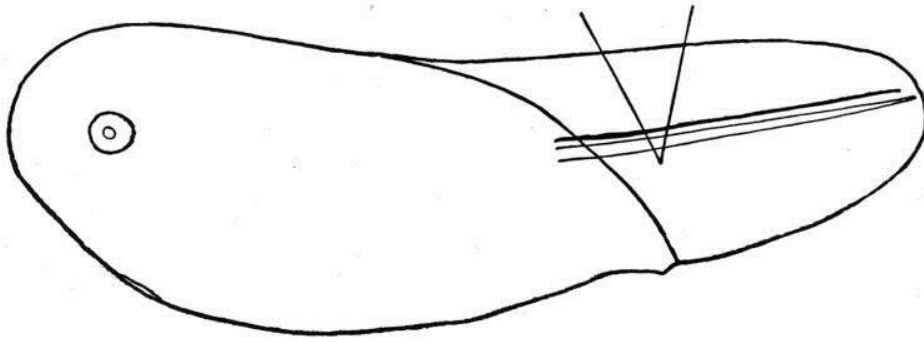


D

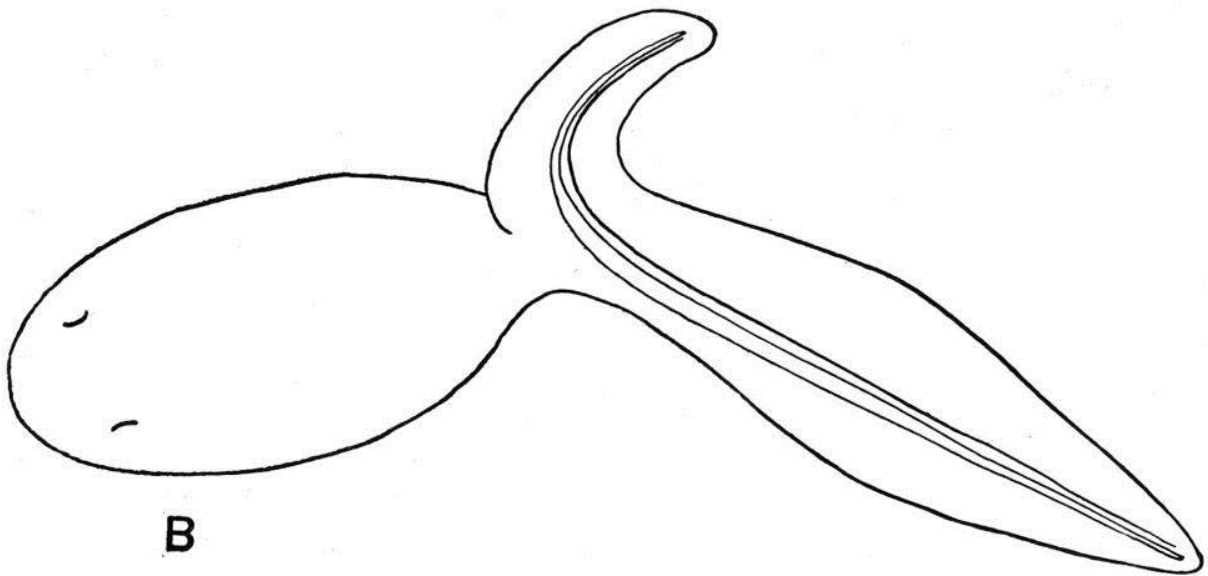


E

[back](#)

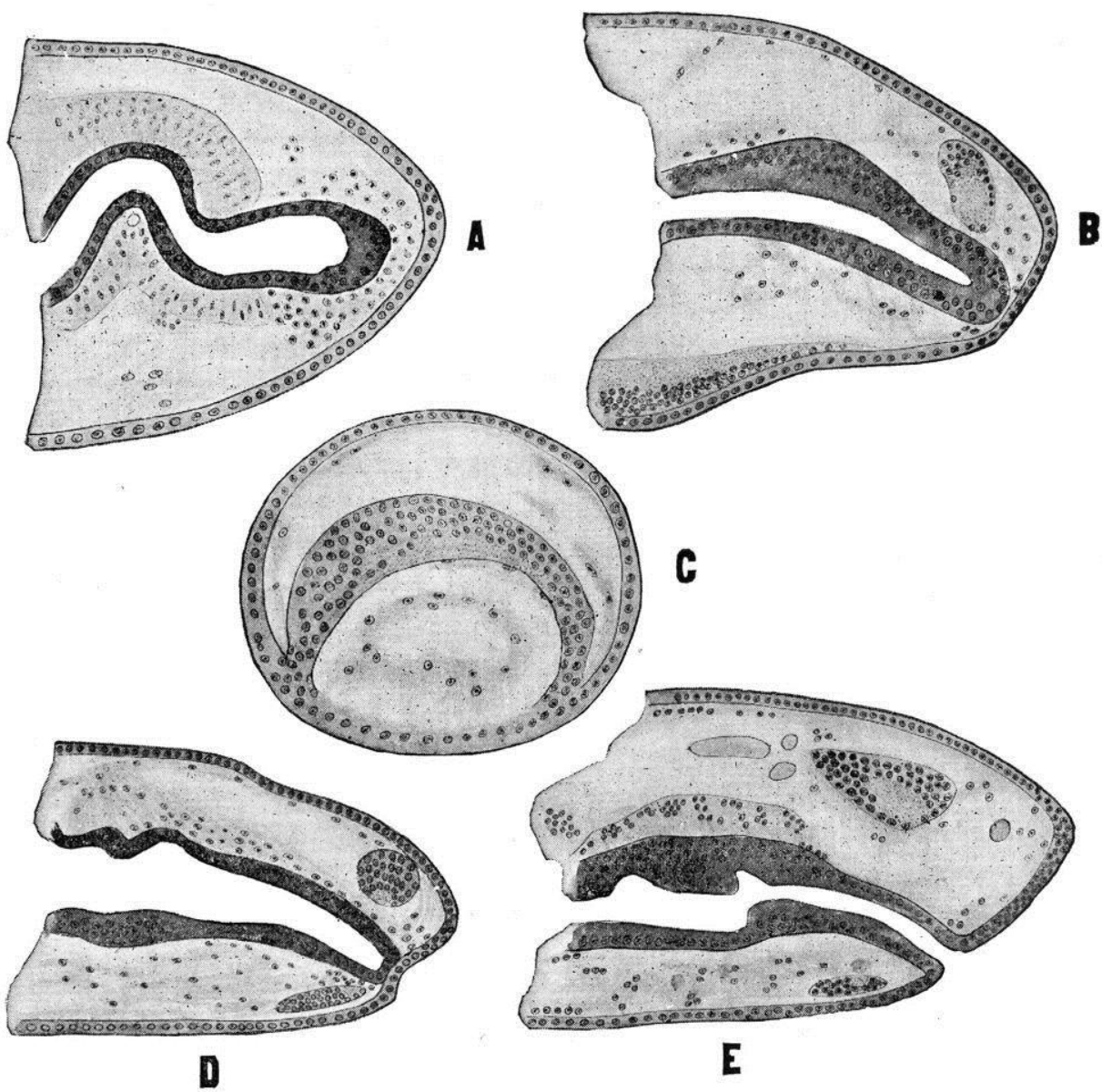


A

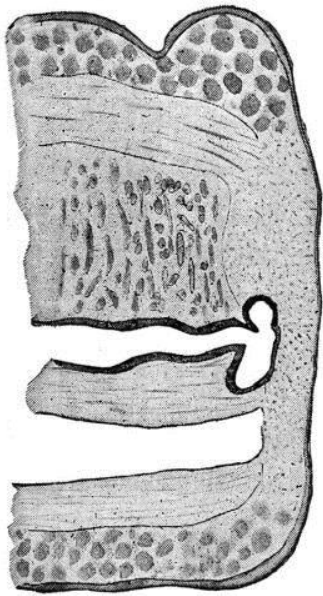


B

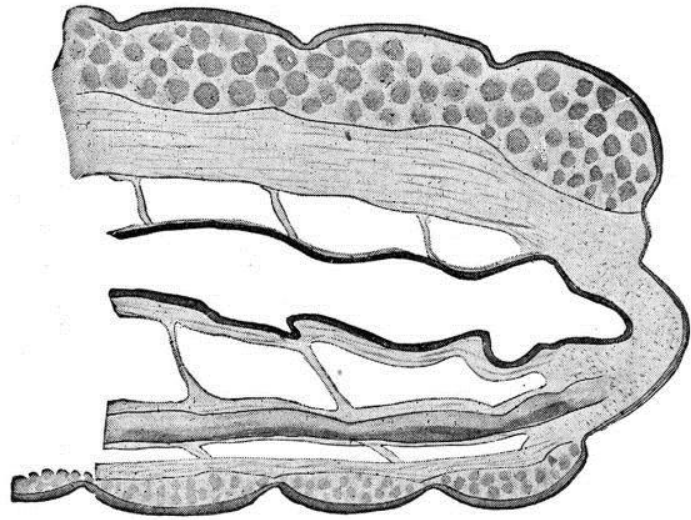
[back](#)



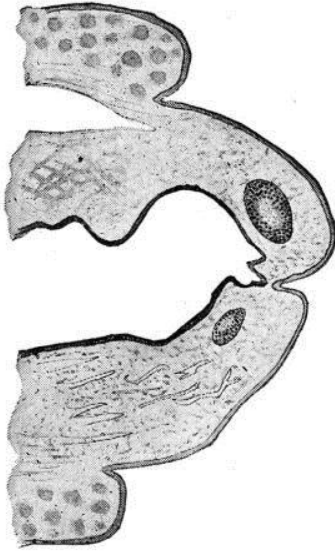
[back](#)



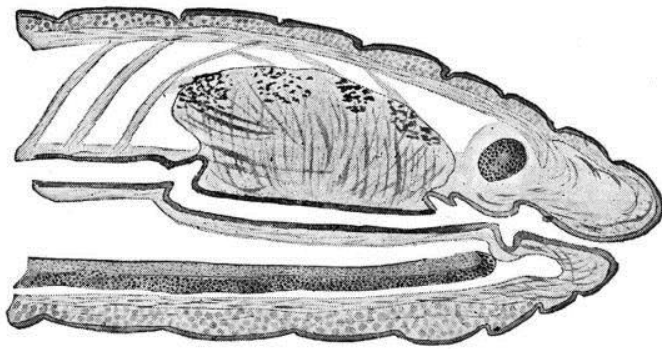
A



B

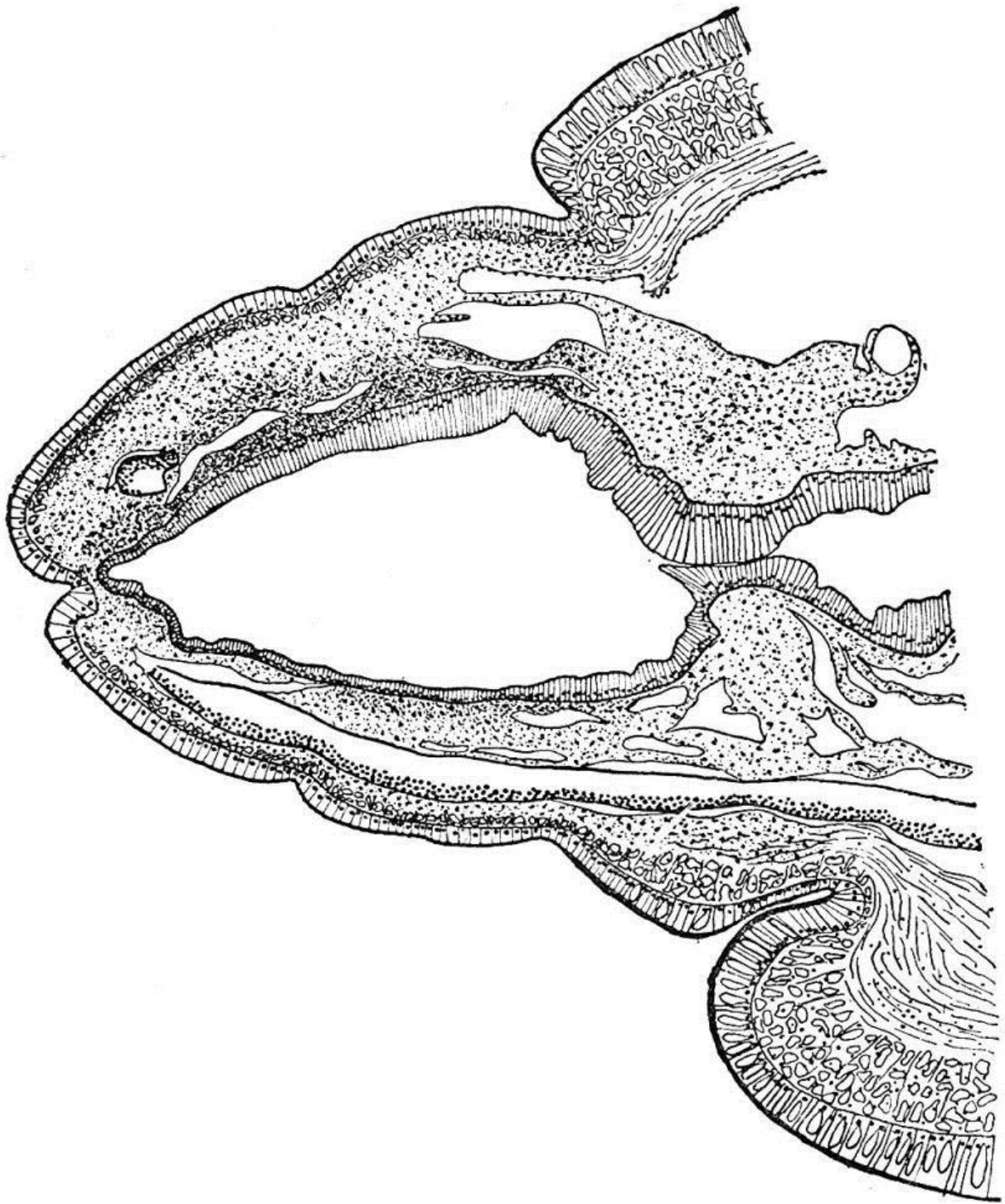


C

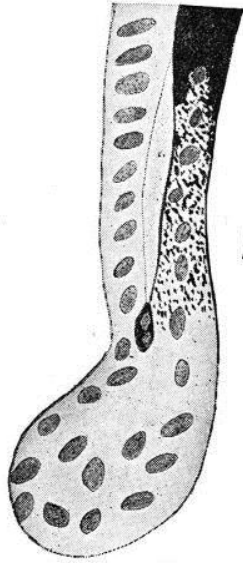


D

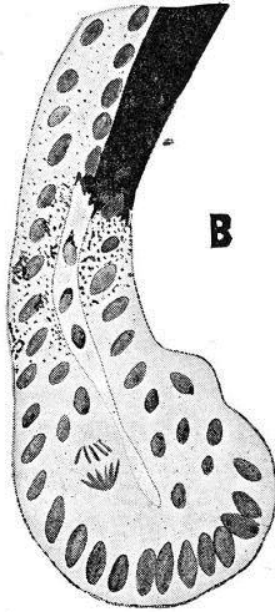
[back](#)



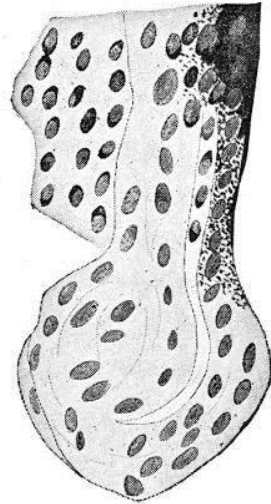
[back](#)



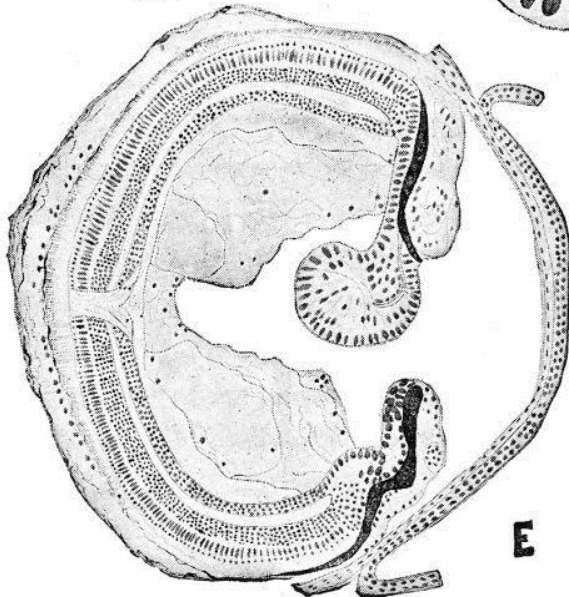
A



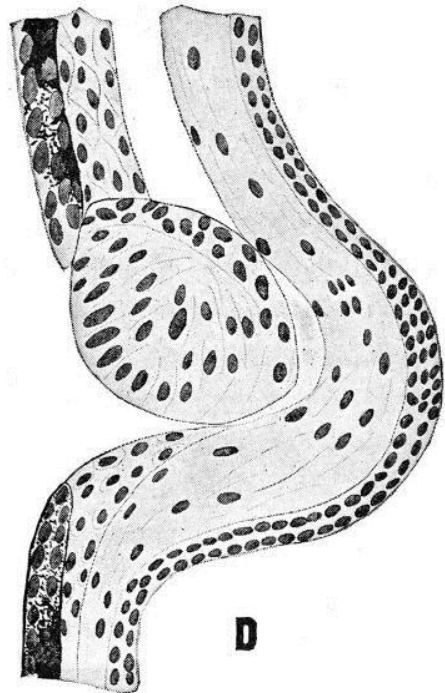
B



C

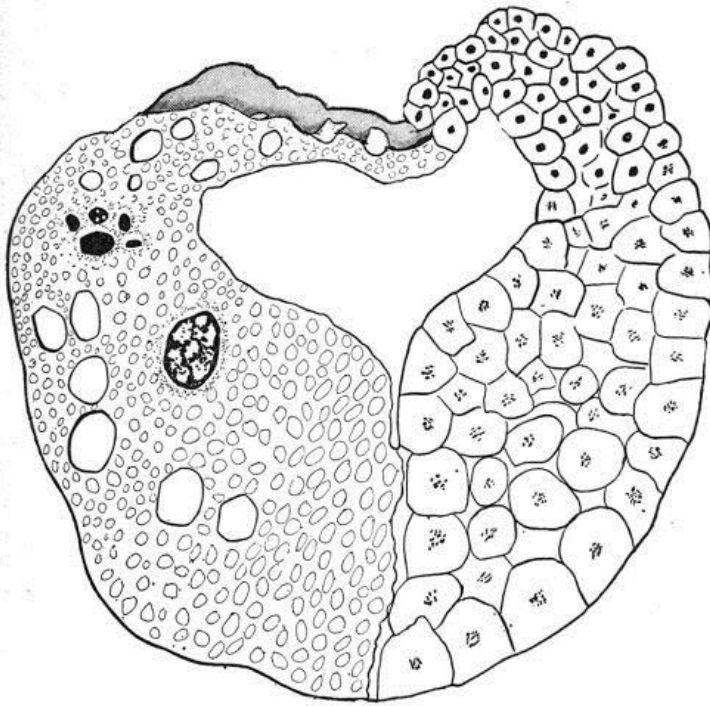


E

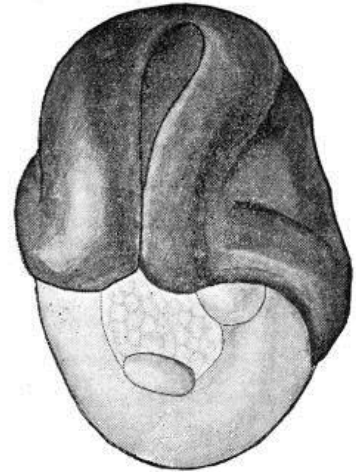


D

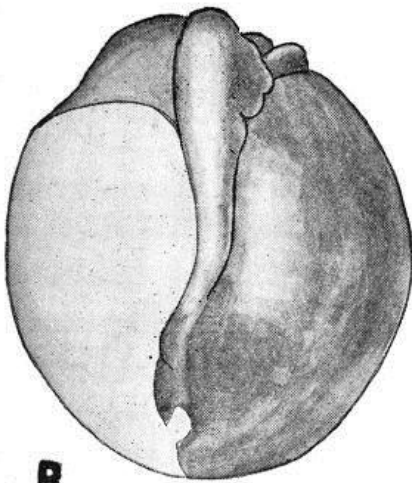
[back](#)



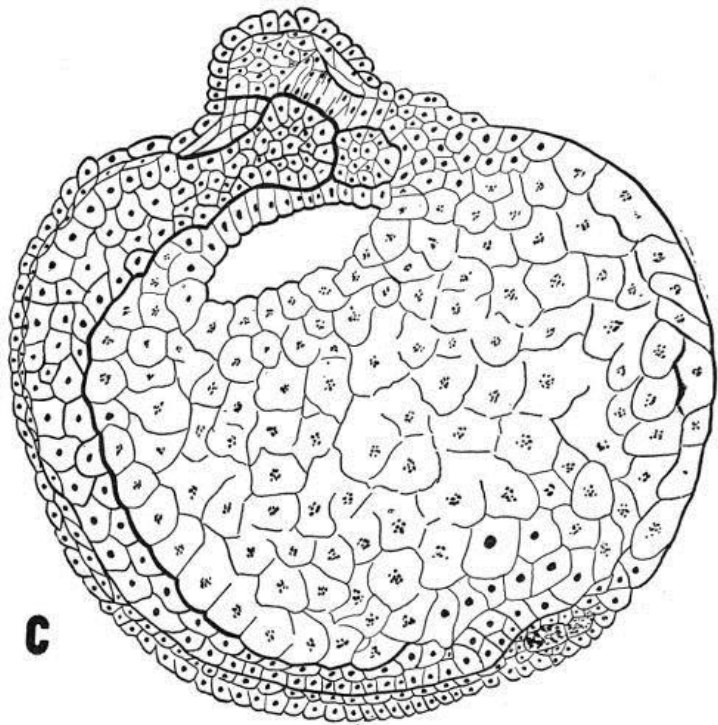
A



D

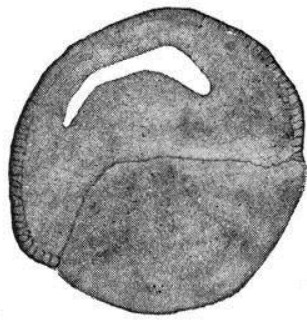


B

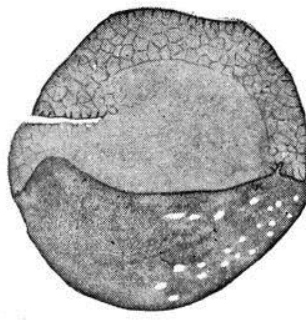


C

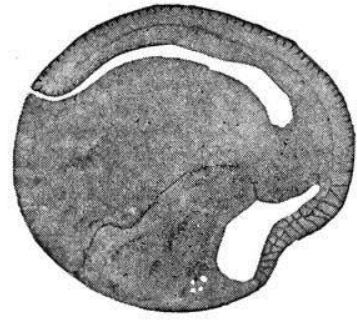
[back](#)



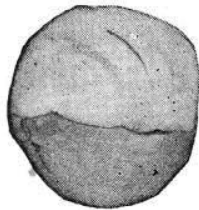
A



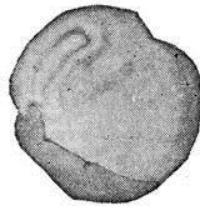
B



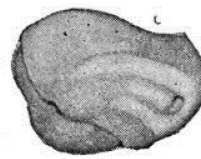
C



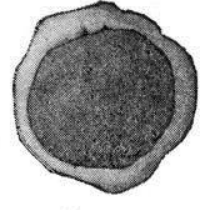
D



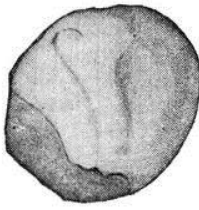
E



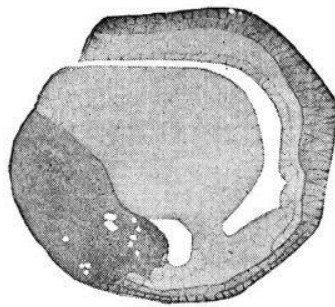
F



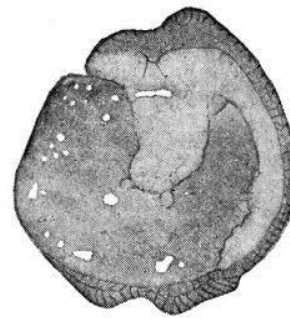
G



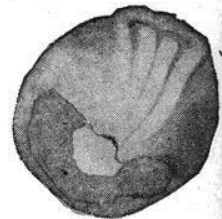
H



J

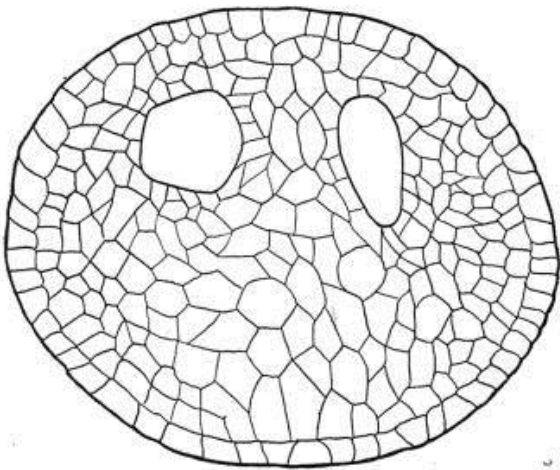


K

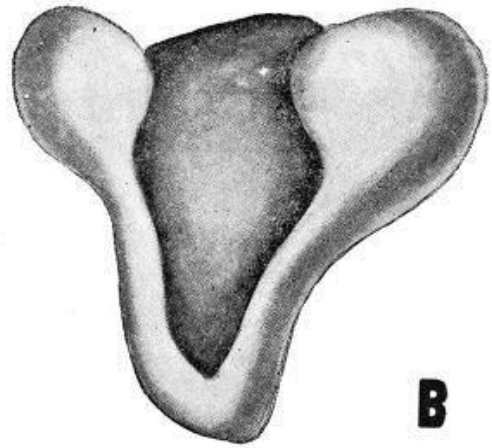


I

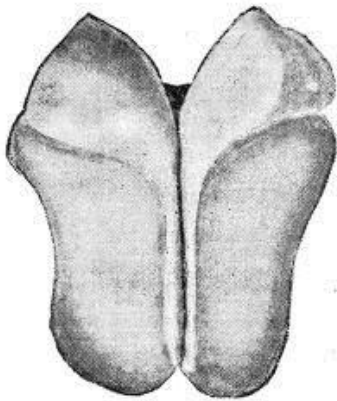
[back](#)



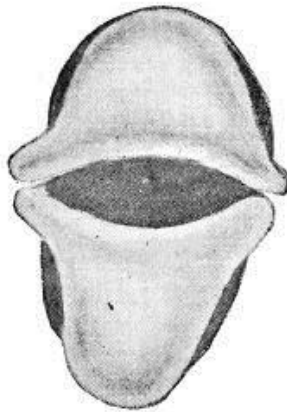
A



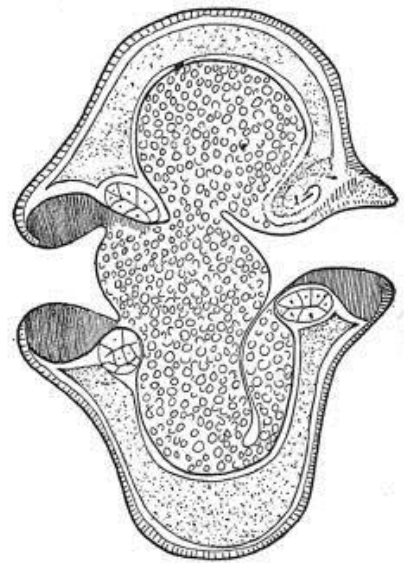
B



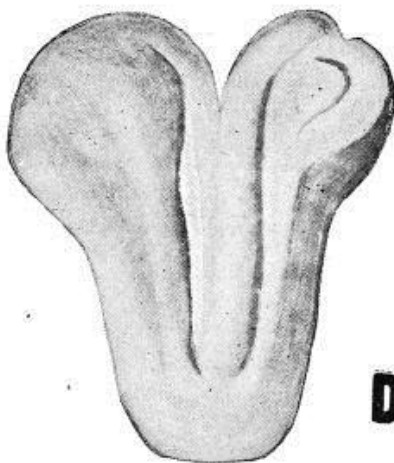
C



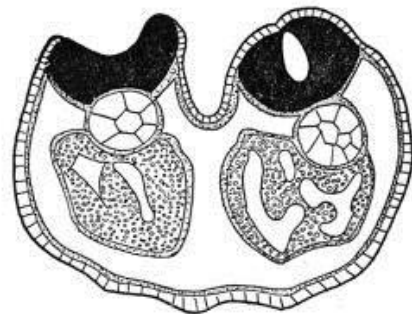
C¹



C²

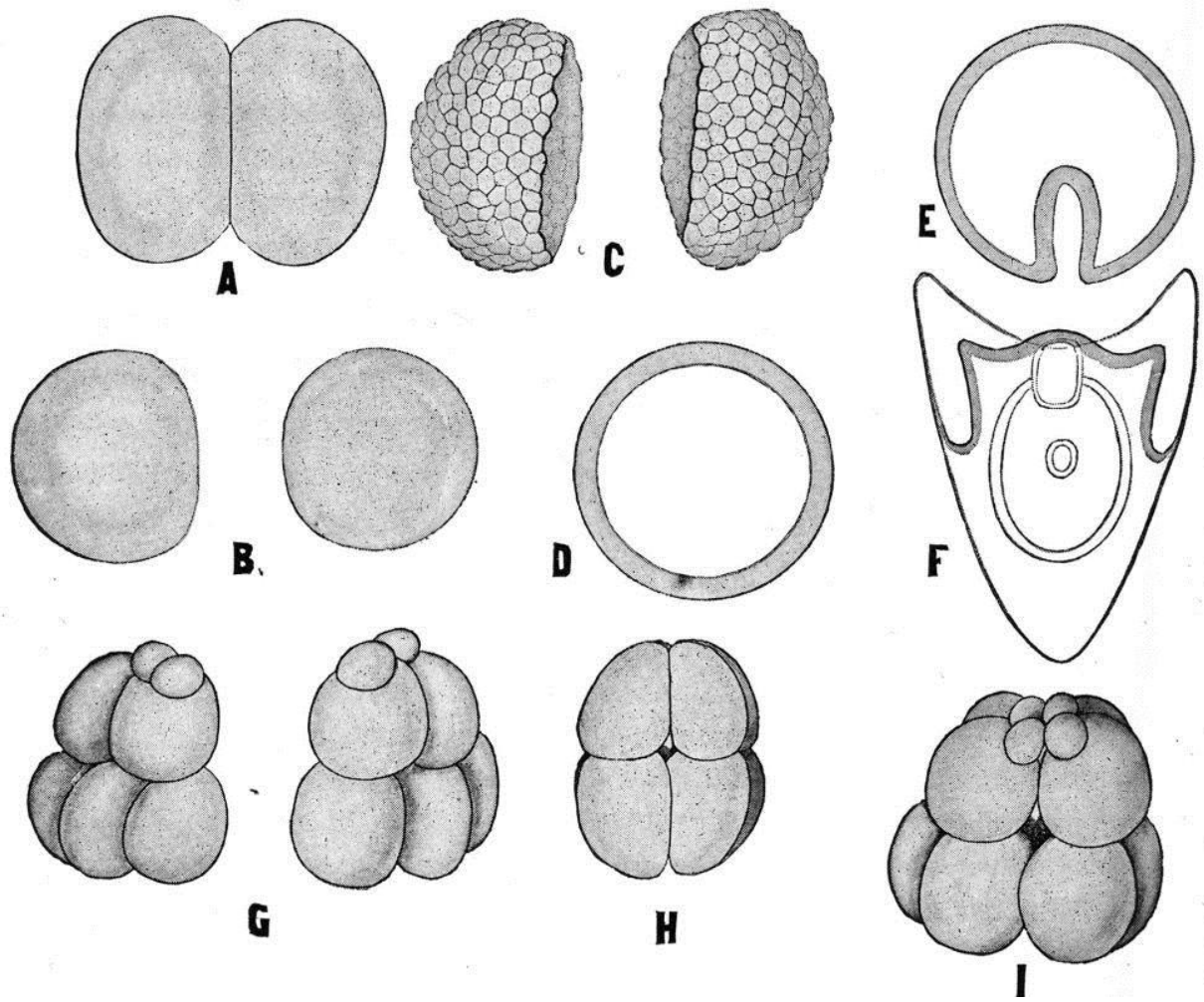


D

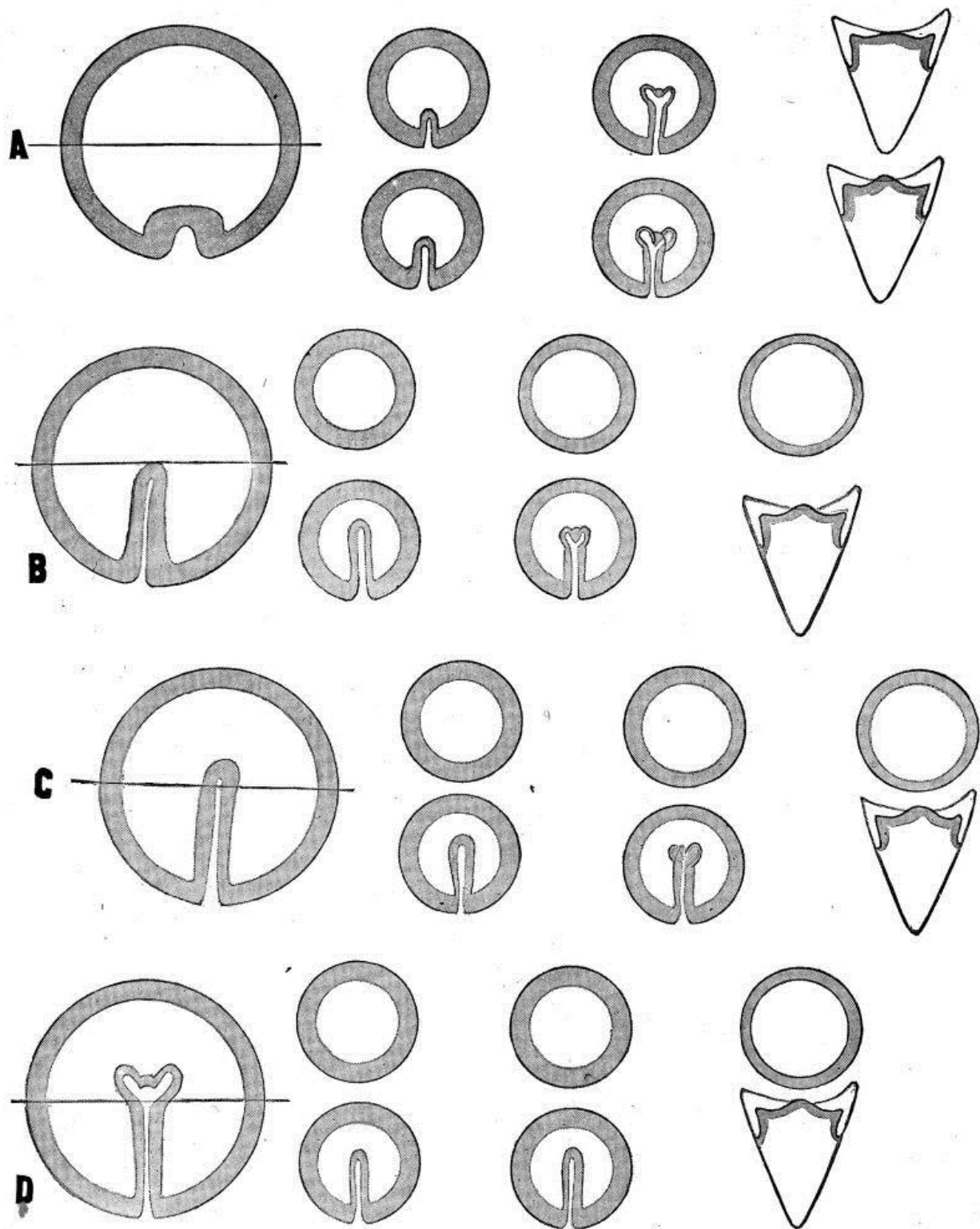


D¹

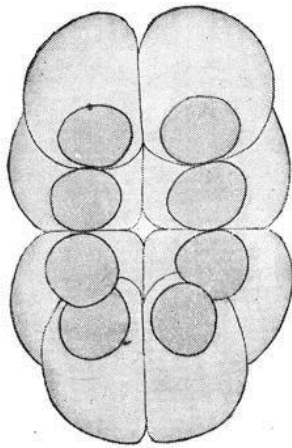
[back](#)



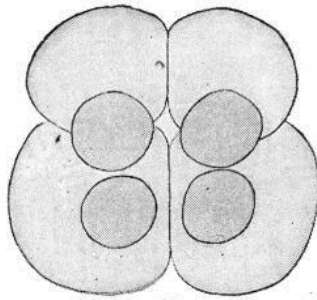
[back](#)



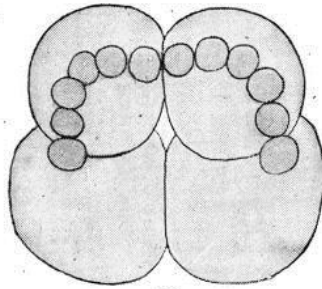
[back](#)



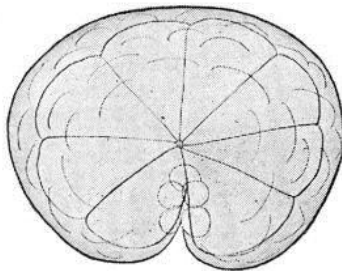
A



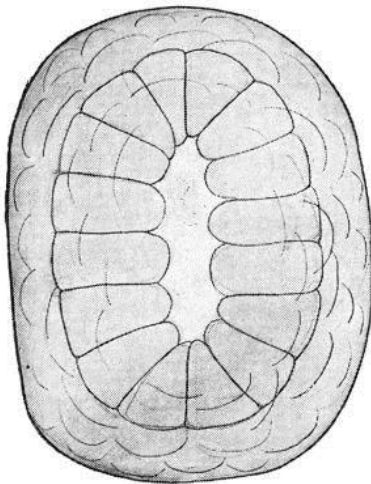
B



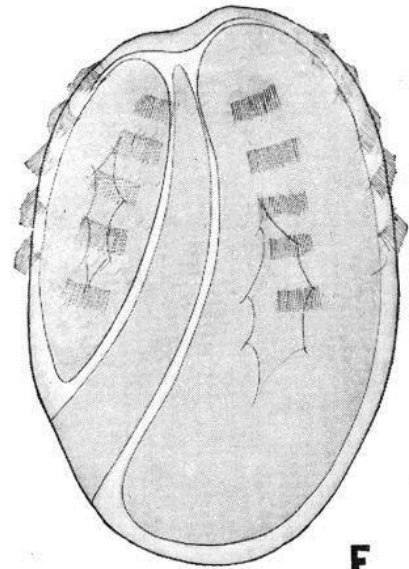
C



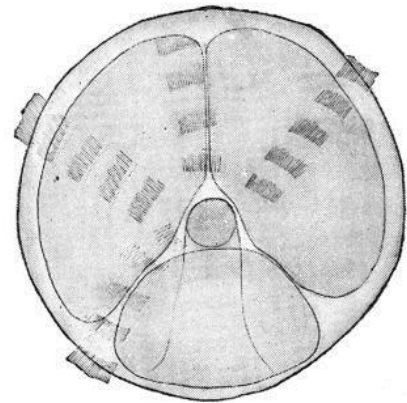
D



E



F



G

[back](#)